MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la Terre

TOME XV

FASCICULE UNIQUE

J. ROMAN

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES ECHINOLAMPAS

(Echinides Cassiduloïdes)

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1965

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

0. ex.

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

Série C, Sciences de la Terre

TOME XV

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1965

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Fascicule unique

J. Roman. Morphologie et évolution des *Echinolampas* (Echinides Cassiduloïdes) 1-342

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série C. Sciences de la Terre. Tome XV. — 1965

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES ECHINOLAMPAS

(ECHINIDES CASSIDULOÏDES)

par

Jean ROMAN

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS 3

INTRODUCTION 5

Première partie. — ÉTUDE ANALYTIQUE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES 7

I. — Généralités 7

II. — Appareil apical 13

III. — Apophyse apicale 17

IV. — Aires ambulacraires 20

V. — Région des pétales 27

VI. — Région des phyllodes 47

VII. — Variation du phyllode 75

VIII. — Région intermédiaire de l'ambulacre 91

IX. — Disposition des orifices internes par rapport aux sutures transversales 99

X. — Disposition des orifices internes par rapport aux sutures perradiale et adradiale 113

XI. — Développement relatif des régions pétaloïde et intermédiaire 117

XII. — Péristome 119

XIII. — Périprocte 130

XIV. — Aires interambulacraires 136

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

XV. — Tube digestif 147
XVI. — Appareil génital 157
XVII. — Tubercules et radioles 162
XVIII. — Sphérides 179
XIX. — Autres caractères 182

Deuxième partie. — CONSIDÉRATIONS D'ENSEMBLE SUR LE GENRE *ECHINOLAMPAS* 184
I. — Compréhension et subdivision du genre 184
II. — Taxinomie et phylogénie 196
III. — Histoire géologique et considérations biogéographiques 207
IV. — Tableaux de répartition 228
V. — Mode de vie et écologie 253

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 260

APPENDICE. — Catalogue raisonné des espèces 265
I. — Sous-genre *Echinolampas s. str.* 265
II. — Sous-genre *Hypsoclypus* 305
III. — Sous-genre *Conolampas* 309

OUVRAGES CITÉS 311

INDEX 327
I. — Index des termes anatomo-morphologiques 327
II. — Index des termes taxinomiques 330

PLANCHES 343

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

Le sujet du présent travail m'a été, à l'origine, proposé par M. J. Roger, alors sous-directeur au Muséum, où M. C. Arambourg, aujourd'hui professeur honoraire au Muséum, membre de l'Institut, m'accueillit dans son laboratoire.

Par la suite M. J.-P. Lehman, professeur au Muséum, me témoigna constamment la même confiance et m'admit dans le nouvel Institut de Paléontologie. Là je bénéficiai de toutes les facilités et de tous les moyens techniques mis à la disposition des chercheurs. M. Lehman a de plus présenté mon mémoire à l'assemblée des professeurs du Muséum. Je ne saurais assez lui témoigner ma reconnaissance.

M. H. Termier, professeur à la Sorbonne, s'est intéressé dès le début à mes recherches et m'a communiqué d'utiles suggestions. Je l'assure publiquement de toute ma gratitude.

Mme G. Termier, maître de recherches, a suivi avec intérêt l'élaboration de mon travail, m'a donné des conseils éclairés et m'a indiqué des corrections judicieuses à apporter à mon manuscrit. Elle a droit à mon entière reconnaissance.

M. J. Alloiteau, directeur de recherches honoraire, qui a longtemps assumé la charge d'être mon parrain auprès du Centre National de la Recherche Scientifique, m'a toujours manifesté sa confiance et m'a donné d'utiles conseils pour mes recherches.

M. J. Sornay, sous-directeur au Muséum, a assuré auprès de moi la fonction de directeur de recherches. J'ai trouvé constamment auprès de lui une entière compréhension et une extrême obligeance.

Ayant dû examiner les collections conservées dans divers laboratoires, instituts ou musées, j'ai bénéficié partout de la plus grande bienveillance. Je remercie particulièrement :

— A Paris : MM. J. Piveteau, professeur à la Sorbonne, membre de l'Institut ; P. Pruvost, professeur honoraire à la Sorbonne, membre de l'Institut ; l'abbé A. F. de Lapparent, professeur à l'Institut Catholique ; G. Cherbonnier ; P. H. Fischer ; Mme Létia.

— A Bordeaux : MM. P. Vigneaux, professeur à la Faculté des Sciences ; L. Pratviel et A. Magne.

— A Lyon : MM. H. Gauthier, professeur à la Faculté des Sciences, et L. David, professeur à la Faculté des Sciences.

— A Montpellier : M. J. Avias, professeur à la Faculté des Sciences.

— A Toulouse : M. G. Astre, directeur du Musée d'Histoire naturelle.

D'autres concours m'ont été acquis et je dois mentionner les noms de ceux qui ont facilité mon travail, par la communication d'échantillons,

Source : MNHN, Paris

de photographies ou de documents, par les renseignements qu'ils m'ont fournis, ou par les échanges de vue que j'ai eus avec eux. Ce sont :

— Mlles D. Mongin (Paris) et R. de Saint-Seine (Poitiers) ; Mmes S. Arnould (Paris), E. Szörényi (Budapest) et W. Szymanska (Varsovie).

— MM. A. Bories (Fabrezan, Aude), G. Choubert (Rabat), A. Devriès (Poitiers), R. Ph. Dollfus (Paris), R. Duperier (Biarritz), H. Hollard (Rabat), R. P. S. Jefferies (Londres), P. M. Kier (Washington), G. Lecointre (Paris).

Pour la présentation matérielle de mon mémoire, ma reconnaissance va aux professeurs Séguy et Chabaud et à M. Dupuis, qui ont surveillé l'impression, et aux techniciens, qui m'ont apporté une aide efficace. Les photographies sont dues, pour la plupart, à M. D. Serrette et au Service photographique du Laboratoire de Géologie de l'Ecole Normale Supérieure, dirigé par M. P. Mémin. J'ai été assisté, pour les dessins, par Mlles J. Chapart et S. Vrain.

Il aurait été difficile d'énumérer tous ceux auxquels je suis redevable à un titre quelconque. Que ceux que j'ai pu oublier veuillent bien ne pas m'en tenir rigueur et recevoir ici leur part de remerciements.

Enfin je tiens à saluer la mémoire du regretté A. Jeannet, naguère professeur honoraire à l'Ecole Polytechnique Fédérale, à Zurich, dont les précieux fichiers illustrés d'Echinides, conservés à l'Institut de Paléontologie du Muséum, m'ont été d'un grand secours.

Il me reste à exprimer ma gratitude à M. le Directeur du Centre National de la Recherche Scientifique, grâce auquel j'ai pu consacrer toute mon activité à un travail de recherche et mener à bien la rédaction de ce mémoire. De plus une subvention a été reçue pour son illustration.

Ce travail a été présenté comme thèse de doctorat ès sciences naturelles devant l'Université de Paris. M. le Professeur Termier a bien voulu se charger de la présidence du jury d'examen et assumer la lourde tâche de rapporteur. M. le Professeur Durand Delga et M. le Professeur Lehman se sont joints à lui pour constituer le jury. Mme Termier a accepté d'y participer, en tant que membre invité. Je leur adresse mes très sincères remerciements.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Le genre *Echinolampas* (1), connu et étudié depuis longtemps, est intéressant à beaucoup d'égards. Il a frappé tout de suite les observateurs par son extension et son homogénéité : il comprend un grand nombre d'espèces et il est difficile à subdiviser. Il manifeste une notable variabilité. Il couvre une large période des temps géologiques (du Tertiaire à l'époque actuelle) et présente une répartition géographique étendue. Il s'y ajoute une importance certaine au point de vue stratigraphique. Par ses conditions de vie relativement étroites ce genre joue un rôle d'indicateur de la paléoclimatologie.

On voit donc l'intérêt qui s'attache à l'étude des Echinolampes. Les derniers travaux d'ensemble les concernant remontent à COTTEAU (1889-1894) pour le Nummulitique et à LAMBERT (à partir de 1910) pour le Néogène. Cependant les espèces actuelles ont fait l'objet d'une révision récente (MORTENSEN 1948b). Le moment semble donc particulièrement propice à une nouvelle étude du genre.

MATÉRIEL EXAMINÉ

Le matériel d'étude provient, pour la plus grande part, des collections conservées dans les divers organismes d'enseignement ou de recherche. Cependant de fréquentes excursions sur le terrain ont fourni des échantillons récoltés en place. Il s'agit le plus souvent de thèques solides, remplies de gangue. Parfois le contenu de celles-ci a pu être éliminé, permettant l'observation de la face interne. Plus rarement, on a eu affaire à des moules internes, révélant aussi les caractères de l'intérieur de la thèque.

Liste des collections examinées.

Paris :

— Institut de Paléontologie du Muséum : coll. générale (en abrégé : coll. Muséum, Paléont.), coll. Dubertret, Gorodiski, d'Orbigny, Peron, Tessier.

— Laboratoire de Géologie de la Sorbonne : coll. Arnaud, Lambert (comprenant des exemplaires figurés par V. GAUTHIER).

— Ecole Nationale Supérieure des Mines : coll. Cotteau, Michelin.

— Université Libre : Institut Albert de Lapparent : coll. Tournouër.

Biarritz : Musée de la Mer.

Bordeaux :

— Laboratoire de Géologie : coll. générale (exemplaires figurés par COTTEAU : ancienne coll. Raulin), A. Fabre, Grateloup.

(1) Le terme *Echinolampas* est du féminin (voir p. 196). On a néanmoins considéré le mot comme du masculin, de même que son équivalent français Echinolampe, lorsqu'on les employait dans une phrase.

Source : MNHN, Paris

— Musée d'Histoire Naturelle (exemplaires figurés par COTTEAU : ancienne coll. Degrange-Touzin).

— Centre de Géologie approfondie (à Talence) : coll. générale, coll. Castex.

Fabrezan (Aude) : Coll. Bories (coll. particulière).

Lyon. — Institut de Géologie : coll. générale (exemplaires figurés par LAMBERT).

Mont-de-Marsan. — Musée Dubalen : coll. Dubalen (exemplaires figurés par CASTEX).

Montpellier. — Laboratoire de Géologie : coll. générale (exemplaires figurés par COTTEAU : ancienne coll. Linder).

Toulouse. — Laboratoire de Géologie : coll. générale.

Ankara (Turquie). — Institut d'Etudes et de Recherches minières (M. T. A.) (exemplaires figurés par STCHEPINSKY).

Autres collections. — Coll. D. Mongin, G. Lecointre ; coll. particulière de l'auteur (en abrégé : coll. J. R.).

PROCÉDÉS TECHNIQUES

En dehors de l'observation à l'œil nu et à la loupe, on a utilisé certains procédés techniques particuliers. On a fait un large usage de la loupe binoculaire et de grossissements multiples. On a recouru souvent à la coloration des objets étudiés (bleu de méthylène) et à l'examen sous glycérine. Les détails ont été dessinés à la chambre claire ou photographiés.

Pour découvrir certaines structures on a procédé à des sections polies sériées ou, dans le cas d'un spécimen récent, au démontage de la thèque, plaque par plaque. Les moulages au moyen d'une matière plastique (« silastène ») ont permis de mettre en évidence de fins détails.

Parmi les nombreux caractères pouvant être relevés sur une thèque d'*Echinolampas*, certains qui jusqu'à présent semblent avoir été relativement négligés, ont reçu une attention particulière : ce sont les structures ambulacraires voisines du péristome ou phyllodes, les trajets des canaux podiaux à travers les plaques ambulacraires, les lignes de suture de celles-ci et les diverses empreintes de la face interne de la thèque.

Dans l'interprétation la démarche adoptée a consisté en une confrontation constante des observations sur les fossiles avec les spécimens récents et aussi avec les représentants d'autres groupes d'Oursins. On a attaché une importance spéciale à l'étude de l'ontogénie.

Résumé. — L'étude du genre *Echinolampas* offre un grand intérêt. Le matériel examiné provient, pour la plus grande part, des collections existantes. Certains procédés techniques ont été utilisés. Des caractères particuliers ont reçu une attention spéciale.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE ANALYTIQUE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

I. — GÉNÉRALITÉS

Terminologie générale

La terminologie employée dans l'étude des Echinides est depuis longtemps bien définie et il ne subsiste plus guère d'ambiguïté à ce sujet. Sans entrer dans des détails inutiles, on se bornera à rappeler les termes essentiels, utilisés dans le présent travail et appliqués spécialement au groupe d'Oursins considéré et à ses représentants fossiles.

Il peut paraître superflu d'opposer en quelque sorte une terminologie paléontologique à une terminologie proprement zoologique, mais, bien qu'employant les mêmes termes, les points de vue du paléontologiste et du zoologiste sont différents, le premier s'attachant à la description des parties fossilisées, le dernier à celle d'organes ou de caractères commodes pour la détermination (pédicellaires par exemple), qui ne se fossilisent que rarement.

Un Oursin est constitué essentiellement par un squelette calcaire, désigné parfois sous le nom de coque (Moret 1940, p. 171), par analogie avec la coque d'un œuf, ou plus souvent sous celui de test, par comparaison avec le squelette des Mollusques. Mais on sait que le squelette des Oursins en est fondamentalement distinct, puisqu'il est recouvert par l'épiderme : c'est un endosquelette (squelette d'origine mésodermique). Il semble donc que le terme de thèque, employé par Termier et Termier (1947, p. 50 ; 1953, p. 587), par analogie avec certains Echinodermes Fixés (Pelmatozoaires) autres que les Crinoïdes, est assez heureux, puisqu'il rappelle la nature interne du squelette.

Comme celle de tous les Oursins, la thèque d'un *Echinolampas* comprend trois parties : l'appareil apical, la couronne et le péristome (fig. 1-3 et pl. I, fig. 5-7).

L'appareil apical, ou plus simplement apex, est constitué par l'ensemble des plaques basales et des plaques radiales ou ocellaires.

La thèque est percée d'un orifice, souvent opposé à l'apex, le péristome. Sur le vivant cet orifice est fermé par la membrane péristomienne, au centre de laquelle s'ouvre la bouche (proprement dite). Un autre orifice, le périprocte, comprend l'anus. Il se trouve chez les *Echinolampas* à la partie postérieure de la thèque.

La couronne ou corona comprend les cinq aires radiales ou ambulacraires et les cinq aires interradiales. Comme l'a montré de Saint-Seine (1958) le terme d'interradius (de même que celui d'interambulacre) devrait

Source : MNHN, Paris

être abandonné, parce que ne représentant pas une unité morphologique réelle. Il sera cependant employé ici par commodité et pour suivre l'usage habituel.

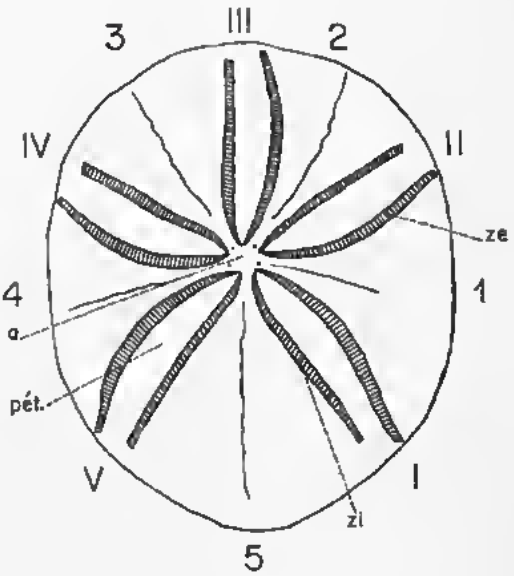


Fig. 1. — *E. blaviensis*, Lutétien, Blaye (Gironde) (coll. Muséum., Paléont., Peron). — Exemple d'*Echinolampas* : face apicale (x 1). (a : apparell apical ; pét : pétale ; ze : zone porifère externe ; zi : zone porifère interne).

On emploie souvent le terme de zone basicoronale pour désigner la zone sur laquelle repose l'Oursin, placé en position naturelle sur un plan, zone qui va « des bords du péristome à l'angle à partir duquel les flancs s'élèvent » (Mercier 1932, p. 43). Il est commode aussi de parler du plan de base de l'Oursin. Le terme d'ambitus s'applique à la zone où la thèque atteint son maximum de largeur (Termier et Termier 1947, p. 296).

La thèque est garnie extérieurement d'un système de vestiture (Mercier 1932, p. 47), qui en constitue en quelque sorte l'ornementation. Il comprend les radioles et les tubercules qui les supportent (l'ensemble constituant une unité anatomique, comme l'ont souligné Termier et Termier (1953, p. 868)), les pédicellaires et aussi les sphérides. Le plus souvent, à l'état fossile, les seuls éléments du système de vestiture conservés sont les tubercules et les fossettes ayant contenu les sphérides.

Intérieurement la thèque comprend certaines formations squelettiques (Devriès 1960a) : apophyses et auricules des Réguliers et Irréguliers Gnathostomes, sur lesquelles s'insèrent les muscles de l'appareil masticateur et dont l'ensemble constitue la ceinture pérignathique ; apophyse apicale et chez les Spatangues apophyse myophore ou buccale. Ces formations ne sont pas directement accessibles à l'observation chez les fossiles, mais certains états de conservation favorables (moules internes, roche remplissant la thèque de nature tendre, sableuse ou crayeuse...) ou certaines techniques (radiographie, sections polies) permettent de les mettre en évidence (Devriès 1953 ; 1960a ; 1960b).

Source : MNHN, Paris

De plus la face interne de la thèque présente des structures en rapport avec les organes internes : appareil ambulacraire, appareil digestif, appareil génital.

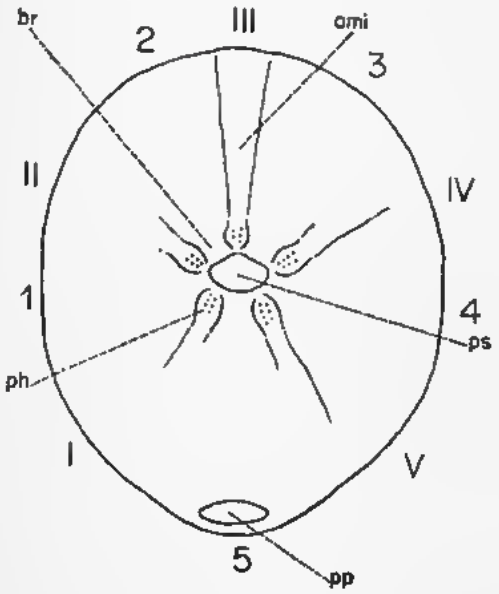


Fig. 2. — *E. blaviensis*, exemplaire de la fig. 1. — Face orale (x 1). (ami : ambulacre impair ; br : bourrelet du floscelle ; ph : phyllode ; pp : périprocte ; ps : péristome).

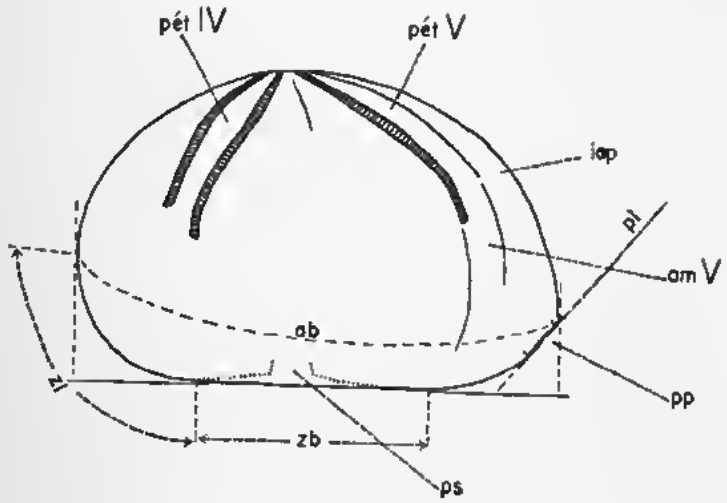


Fig. 3. — *E. blaviensis*, même exemplaire. — Profil gauche (x 1). (ab : ambitus ; amV : ambulacre V ; lap : interambulacre postérieur ; pét : pétale ; pl : plan du périprocte ; pp : périprocte ; ps : péristome ; zb : zone basicoronale ; zl : zone latéro-adorale).

Source : MNHN, Paris

Dimensions des Echinolampas

Le genre *Echinolampas* est avec *Clypeaster* un de ceux où se rencontre la plus grande variation de taille. Les espèces les plus anciennes sont toutes de petite taille.

Paléocène :

E. hanguensis, du nord du Pakistan : des deux exemplaires connus, le plus grand mesure 28,5 mm (pl. XII, fig : 3).

Yprésien :

— Egypte : *E. globulus amygdalina:* pas plus de 25 mm ;

E. humei: jusqu'à 32 mm ;

E. esnehensis et *E. farafrahensis:* tous deux, mal connus, atteignent respectivement 42 mm et 35 mm.

— Maroc : *E. bothriopygoides:* jusqu'à 35 mm.

— Madagascar : *E. valettei:* jusqu'à 23 mm (pl. III, fig. 1-3) ;

E. parvula: mal connu, il ne dépasserait pas 15 mm (il s'agit peut-être d'individus non adultes).

Le genre comporte les formes les plus grandes au Néogène : *E. barcinensis* (= *E. hemisphaerica* var. *maxima*) atteint 158 mm dans l'Helvétien du Portugal selon de Loriol (1896, p. 40) ; la forme *deydieri* d'*E. hemisphaerica*, 155 mm dans le Tortonien du Vaucluse (Lambert 1913, p. 149). Parmi les *Hypsoclypus* on trouve aussi de grandes formes, par exemple *H. semiglobus*, de l'Helvétien, qui atteint 145 mm.

Entre ces extrêmes se rencontrent des espèces ayant toutes les dimensions intermédiaires.

Si les dimensions des *Echinolampas* varient notablement, il en est de même pour les proportions relatives de celles-ci, comme en témoigne la multiplicité de leurs formes.

Forme générale de la thèque

La thèque des *Echinolampas* affecte les formes les plus variées. D'après l'étymologie *Echinolampas* signifie oursin-lampe, pour rappeler l'aspect d'une lampe grecque, avec ses deux orifices, que revêtent certaines espèces (par exemple *E. calvimontana*) (fig. 4). D'autres ont une forme ovoïde (*E. polita*) (pl. I, fig. 1-3), hémisphérique *(E. luciani, Hypsoclypus doma)*, conique *(E. acuminata)*, globuleuse *(E. nucleus)*, cylindrique (la forme d'un cylindre couché) *(E. ellipsoidalis)*, aplatie et discoïde *(E. richardi)*... A ces formes correspondent des dispositions diverses des éléments de la thèque : le point le plus haut, le sommet, souvent situé en avant de la moitié de la longueur et en coïncidence avec l'appareil apical, peut être central ou reporté en arrière *(E. leymeriei)*. Cependant ce dernier cas est assez rare et apparaît comme un caractère variable chez différentes espèces. La plus grande largeur est ordinairement vers

Source : MNHN, Paris

la moitié ou le tiers postérieur de la thèque, plus rarement vers le tiers antérieur *(E. luciani)*.

L'ambitus, généralement situé plus près du plan de base que du sommet, se trouve parfois à mi-hauteur avec des flancs presque verticaux *(E. lucentina)* ; parfois au contraire il est très proche du plan de base (cas d'une forme subconique : *E. vidali*). La zone basicoronale est plus ou moins étendue par rapport au contour apparent : peu étendue si l'oursin est de forme globuleuse — on parle souvent de face inférieure pulvinée, c'est-à-dire renflée en forme de coussin — ; très étendue s'il est subconique (face inférieure plane).

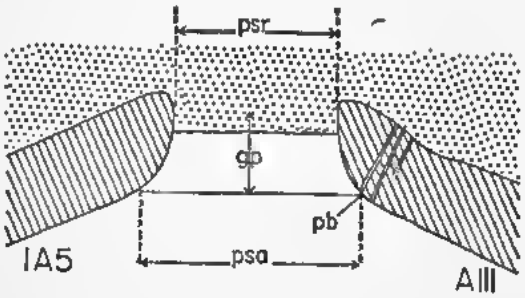


FIG. 3 *bis*. — *E. stellifera*, Lutétien, (?) Blaye (Gironde) (coll. Muséum, Paléont.). — Coupe sagittale à travers le péristome (demi-schématique) (x 5). (A III : ambulacre III1 ; gp : goulot péristomal ; IA 5 : interambulacre 5 ; pb : pore buccal ; psa : péristome apparent ; psr : péristome réel).

A ce propos il faut signaler le caractère souvent assez vague des descriptions données par les auteurs en ce qui concerne la morphologie de la face orale. Dans le genre *Clypeaster*, LAMBERT (1938, p. 280) avait fait la même observation. C'est pourquoi, dans le but d'obtenir une plus grande précision, il peut sembler utile, chez les Echinolampadidés, de désigner par un terme spécial la région de la couronne raccordant la zone basicoronale à l'ambitus. Cette région affecte approximativement la forme d'une zone au sens géométrique (si l'on compare la thèque à une sphère). On propose le terme de *zone latéro-adorale* pour rappeler sa disposition sur les côtés ou les flancs de l'oursin et au-dessous de l'ambitus (fig. 3). On remarque que à l'inverse de la zone basicoronale et corrélativement, elle est peu développée chez une espèce subconique et au contraire très développée chez une espèce globuleuse.

INFUNDIBULUM PÉRISTOMAL

DESMOULINS (1870, p. 317), décrivant une espèce d'*Echinolampas*, a proposé le terme d'infundibulum péristomal pour désigner très précisément la zone basicoronale. Ce terme semble particulièrement heureux. En effet chez beaucoup d'espèces d'*Echinolampas* la zone basicoronale, peu déclive dans sa plus grande partie, puis brusquement subverticale, réalise exactement la forme d'un entonnoir très évasé, muni d'un goulot très court, au fond duquel s'ouvre le péristome. Chez certains Cassiduloïdes (Echinolampadidés, *Echinobrissus*) DEVRIÈS (1960a, p. 88, 151, pl. 30, fig. 6) décrit très justement le péristome comme s'ouvrant au fond

Source : MNHN, Paris

d'une sorte de courte tubulure ou de goulot résultant d'une invagination de la thèque. Cette structure est aussi très bien montrée sur la figure d'*E. hellei (= E. rangi)* donnée par A. Agassiz (1872-1874, pl. 15, fig. 6).

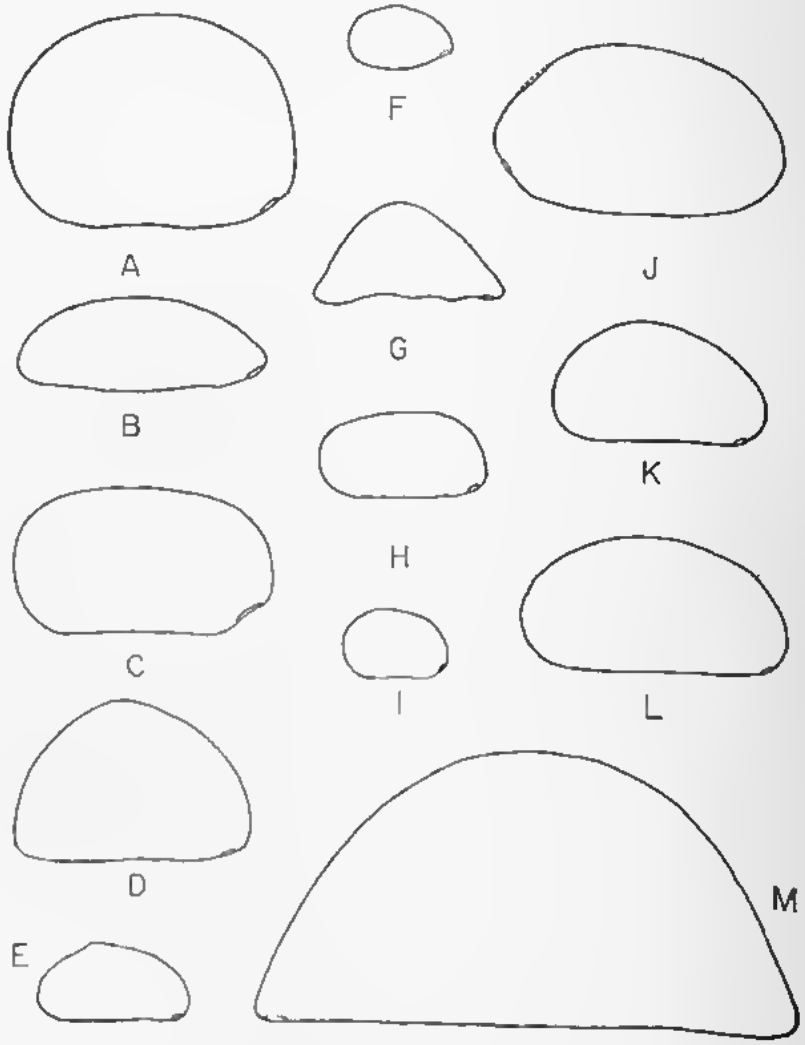


Fig. 4. — Profils de diverses espèces d'*Echinolampas* (profils gauches, sauf J et M) (x 0,5). — A : *E. lucentina* ; B : *E. richardi* ; C : *E. ellipsoidalis* ; D : *E. vidali* ; *E. calvimontana* ; F : *E. goujoni* ; G : *E. acuminata* (selon Pinar et Roman) ; H : *E. leymeriei* ; I : *E. nucleus* ; J : *E. polita* ; K : *E. luciani* ; L : *E. beaumonti* ; M : *E. (Hypsoclypus) doma*. (K, d'après Bittner 1882 ; C, E, H, I, d'après Cotteau 1889-1894 ; A, D, d'après Cotteau 1890-1891 ; M, d'après Pomel 1887 ; B, F, G, J, L, d'après nature (J et L, d'après l'holotype)).

Lorsqu'on parle du péristome chez les *Echinolampas* fossiles, la plupart du temps il ne s'agit pas de l'orifice lui-même, plus ou moins obstrué et masqué par la gangue qui remplit le goulot, mais de ce goulot tel qu'il se présente à l'observateur, donc suivant un plan plus ou moins éloigné

Source : MNHN, Paris

du péristome réel. Ce plan peut même, à la limite, coïncider avec la ligne idéale, approximativement pentagonale ou elliptique, selon laquelle le goulot se raccorde à la partie évasée de l'entonnoir. Cette ligne pourrait être qualifiée de *péristome apparent* et on adoptera le terme de *goulot péristomal* pour la partie rétrécie de l'infundibulum (fig. 3 bis).

Résumé. — La terminologie appliquée aux Echinolampes ne diffère pas de celle des autres Oursins. Les dimensions de la thèque sont très variables dans ce genre. La thèque des Echinolampes affecte les formes les plus variées. On propose le nom de zone *latéro-adorale*, pour désigner la région de la couronne raccordant la zone basicoronale à l'ambitus ; celui de *goulot péristomal*, pour la partie rétrécie de l'infundibulum péristomal ; celui de *péristome apparent*, pour la ligne selon laquelle le goulot péristomal se raccorde à la partie évasée de l'infundibulum péristomal.

II. — APPAREIL APICAL

A) POSITION. STRUCTURE

La position de l'appareil apical est assez variable. Il représente parfois le point central et le plus élevé de la thèque. Dans ce dernier cas il mérite bien le nom d'apex. D'autres fois il est situé plus ou moins en avant du point central. Il arrive qu'il se trouve en contrebas d'un interambulacre postérieur bombé. Ces variations peuvent se produire à l'intérieur d'une espèce donnée. Il est intéressant de noter que chez le Clypéastroïde actuel *Dendraster excentricus* l'excentricité de l'apex change selon le milieu. Les formes vivant dans les baies abritées ont leur apex beaucoup moins excentrique que les formes habitant les côtes ouvertes (Raup 1956, p. 692). L'excentricité de l'apex varie aussi au cours de l'ontogénie. Chez un *E. depressa* de 5 mm de longueur, A. Agassiz (1883, p. 47, pl. 24, fig. 1) note que l'apex est déjà excentrique. Suivant les espèces on remarque aussi de larges variations dans l'excentricité de l'apex. Ainsi *E. blaviensis* et *E. stellifera* « représentent des variations morphologiques correspondant à deux modes d'adaptation d'une même espèce, ... , soumise à des conditions de vie différentes en deux points voisins d'un même rivage » (Fabre 1939, p. 251). Parmi leurs caractères distinctifs figure une excentricité de l'apex sensiblement plus grande chez la première.

On sait que l'appareil apical des *Echinolampas* est de type simple, compact : les plaques basales (ou génitales) y sont fusionnées en une pièce unique, à la surface de laquelle s'ouvrent les pores madréporiques : c'est la plaque madréporique ou madréporite. L'apex est donc qualifié de monobasal, par opposition à l'apex tétrabasal d'autres Cassiduloïdes, par exemple des Echinobrissidés, comme *Echinobrissus* et *Clypeus*, chez lesquels les quatre plaques basales sont délimitées par des sutures.

Les quatre pores génitaux s'ouvrent, le plus souvent, mais non obligatoirement, sur le bord de la plaque madréporique. Leurs seuls rapports avec celle-ci étant d'ordre anatomique, il a paru préférable de les étudier dans un chapitre à part consacré à l'appareil génital.

Source : MNHN, Paris

B) PLAQUES OCELLAIRES

L'apex comprend outre la plaque madréporique les cinq plaques ocellaires (ou oculaires), de taille réduite (fig. 5). Chacune d'entre elles

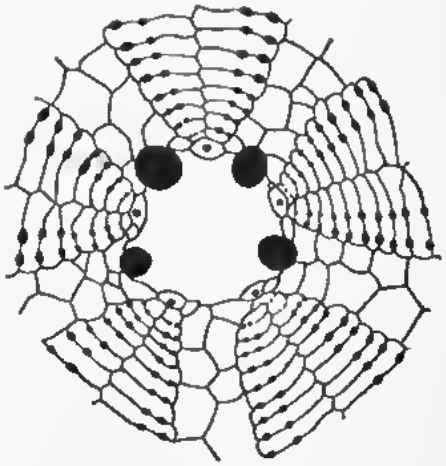


FIG. 5. — *E. delorenzoi*, Oligocène, El Hélianié (Syrie) (coll. Dubertret, n° d 209). — Région apicale (pores madréporiques omis) (x 7,5).

présente un pore terminal ou tentaculaire, livrant passage au tentacule terminal. Celui-ci n'est autre que l'extrémité en cul-de-sac du canal ambulacraire radial. Au niveau des plaques ocellaires a lieu l'apparition des nouvelles plaques ambulacraires et aussi interambulacraires.

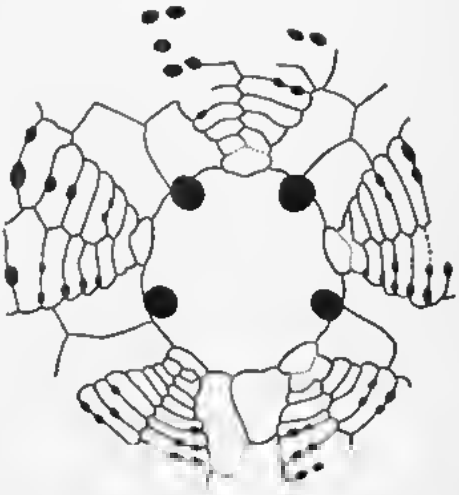


FIG. 6. — *E. polita*, Priabonien ? (?), Sienne (Toscane) (coll. Muséum, Paléont.) ; type de LAMARCK. — Région apicale (pores madréporiques omis, de même que les pores ocellaires et certains pores ambulacraires, là où ils n'étaient pas visibles) (x 7,5).

Source : MNHN, Paris

C) PLAQUE MADRÉPORIQUE

La plaque madréporique, qui constitue chez *Echinolampas* l'essentiel de l'apex, se présente sous des aspects différents selon l'âge de l'individu et l'espèce envisagée. Une étude de l'ontogénie a été faite par Kier (1957) ; des détails sont donnés aussi par A. Agassiz (1904). En ce qui concerne l'apex, on doit retenir le nombre de pores madréporiques très petit dans les stades jeunes (trois pores, s'ouvrant dans la partie antérieure, à 4,4 mm chez *E. fraasi* ; la même chose à 4 mm chez l'actuel *E. depressa*). Chez d'autres Cassiduloïdes (Echinobrissidés) se rencontrent des faits analogues. A 6 mm de longueur *Echinobrissus pseudominimus* a cinq pores madréporiques ; à 4,05 mm *Bothriopygus n. sp.* en a deux, à 5,2 mm il en a huit (Devriès 1960c, p. 89, 93).

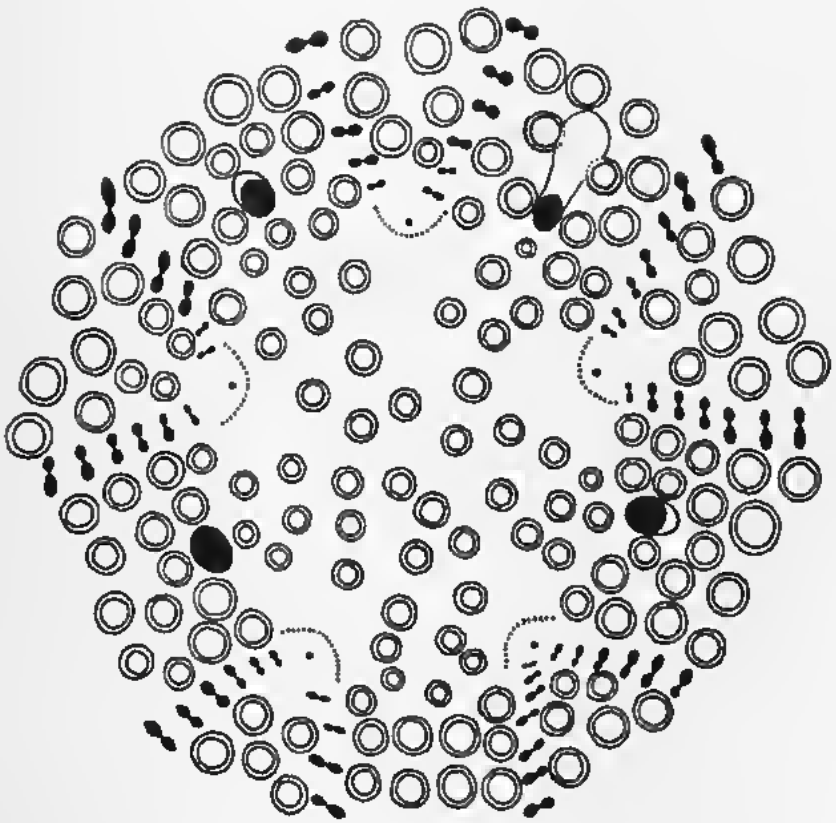


Fig. 7. — *E. barcinensis*, Helvétien, Syrie (coll. Dubertret, n° r 5 h 910). — Appareil apical (pores madréporiques omis) (x 7,5).

La plaque madréporique du jeune *Echinolampas* comporte souvent un gros tubercule, en arrière des pores madréporiques. Il en est ainsi chez les *E. fraasi* de moins de 14 mm de long étudiés par Kier (1957, p. 849, fig. texte 2a). Selon cet auteur, au-dessus de cette taille, le tuber-

Source : MNHN, Paris

cule disparaît et l'espace est occupé par des pores madréporiques (pl. VIII, fig. 8). Chez les jeunes *E. anceps*, on trouve aussi un gros tubercule sur le madréporite (fig. 22), mais il persiste le plus souvent chez l'adulte. Peut-être faut-il voir là un caractère de forme peu évoluée. Ce cas n'est pas unique. Il se produit très fréquemment chez *E. deshayesi* à l'état adulte. Un spécimen du Sahélien d'Oran présente deux tubercules en position marginale, proche des interradius 2 et 4 (pl. II, fig. 6). Un autre, du Tortonien (?) de Melilla (Maroc septentrional), montre un tubercule à peu près central (un peu postérieur) et un autre marginal, en face de l'interradius 4. On doit signaler dès maintenant que les deux dernières espèces ont en commun, comme on le verra plus loin, un mode de vestiture comportant de l'épistroma.

D'autres espèces présentent habituellement, en plus ou moins grande abondance sur la plaque madréporique, des tubercules de taille assez voisine de la normale, mais non contrastants : par exemple *E. barcinensis* (fig. 7), *E. burdigalensis* (pl. VIII, fig. 6).

La plaque madréporique a un développement plus ou moins grand suivant les espèces ou les individus. Chez *E. africana*, de Loriol (1880, p. 90 (34), pl. 4, fig. 5a) note qu'« elle est comme lobée par les quatre pores génitaux qui l'entaillent et lui donnent un aspect stelliforme assez particulier ». Chez un *E. burdigalensis* (fig. 8), elle est irrégulière de forme et

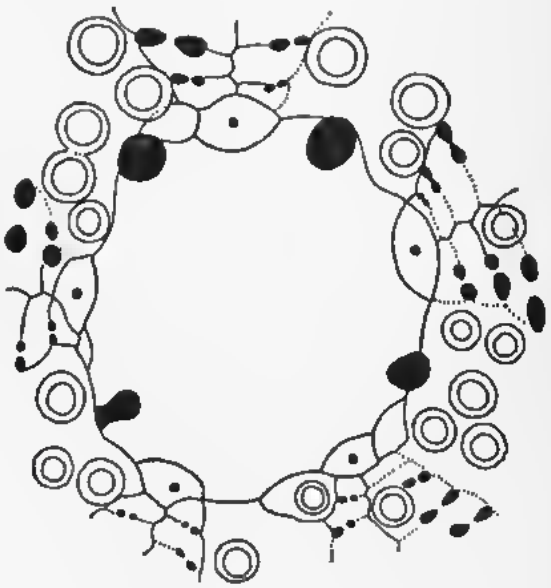


Fig. 8. — *E. burdigalensis*, Lutétien, Couquèques (Gironde) (coll. J. R.). — Appareil apical (pores madréporiques omis) (x 15).

très asymétrique. Elle offre souvent un faible bombement par rapport à la surface de la thèque. C'est le cas par exemple pour *E. stellifera*, du Lutétien de Blaye ; au contraire *E. blaviensis*, du même étage, a une

Source : MNHN, Paris

plaque madréporique tout à fait plane, apparaissant déprimée par rapport aux extrémités des pétales qui l'entourent. On doit noter que ces deux espèces très proches parentes vivaient en des points voisins du même rivage, la première étant adaptée à la vie sur une bordure littorale, en eaux agitées, la deuxième à une vie en eaux plus profondes et moins agitées.

Il arrive que la plaque madréporique offre l'aspect d'un bouton saillant, comme chez l'*E. deshayesi* déjà cité (pl. II, fig. 6). D'autres fois le sommet de la thèque lui-même, au lieu d'être régulièrement bombé, avec la plaque madréporique en saillie, tend à prendre la forme subconique ; la plaque madréporique se trouve alors surélevée : par exemple chez un *Hypsoclypus melitensis* Lambert et Thiéry, du Miocène de Corse (coll. Muséum, Paléont). Ces aspects s'accompagnent de la présence de quelques gros tubercules. Par leurs radioles ceux-ci pourraient être interprétés comme assumant un rôle de protection spécial du madréporite, en raison de sa position particulièrement exposée.

Résumé. — L'excentricité de l'apex varie avec le milieu (exemple : *E. blaviensis* et *E. stellifera*). L'apex des Echinolampes est monobasal. Chez les jeunes, la plaque madréporique comporte très peu de pores et un gros tubercule, qui persiste parfois chez l'adulte (caractère de forme peu évoluée, mais peut-être aussi rôle de protection).

III. — APOPHYSE APICALE

La plaque madréporique présente à sa face interne une formation squelettique en rapport avec la glande brune (ou organe axial) et le canal hydrophore (ou tube aquifère). Devriès (1953 ; 1960a), qui l'a fait connaître et étudiée particulièrement chez les fossiles, la nomme apophyse apicale. Gordon (1926b, p. 280) l'appelle apophyse madréporique. Le terme d'endosquelette (apical), employé par certains auteurs (Delage et Hérouard 1903, p. 261), quoique assez évocateur, ne paraît pas très heureux, puisque la thèque dans son ensemble est elle-même un endosquelette (voir fig. 116).

L'apophyse apicale est particulièrement développée chez les *Echinolampas*. Elle a été autrefois signalée et décrite chez certaines espèces actuelles (Desmoulins 1835, p. 181). A. Agassiz (1872-1874, p. 692, pl. 15, fig. 10) a figuré une vue interne de la thèque d'*E. hellei* (= *E. rangi*), sur laquelle l'apophyse apicale est à vrai dire assez mal dessinée. Plus tard le même auteur (1904, p. 119, pl. 65, fig. 7) donne une excellente figure d'une vue interne de la région apicale de *Conolampas sigsbei*. L'apophyse apicale est très bien représentée et une description très succincte accompagne le dessin. Il est donné également une figure pour le jeune *E. depressa* (1904, p. 120, pl. 65, fig. 4).

Quant aux espèces fossiles, on rappellera pour mémoire que Pavay (1871, pl. X, fig. 12) a représenté, d'ailleurs assez inexactement, l'apophyse apicale sur une coupe transversale d'*E. gigantea*. On voit sur la figure une cavité en forme de cloche, comprise dans l'épaisseur de la thèque, d'où divergent vers le haut les canaux madréporiques.

Source : MNHN, Paris

L'essentiel des connaissances est donc dû à Devriès (1960a ; 1960b), qui a étudié plusieurs espèces et employé une technique d'étude spéciale. Dans son premier travail l'auteur figure une vue de trois-quarts de l'apophyse apicale chez un *Echinolampas* actuel (1960a, pl. 22, fig. 9) et une série de sections sériées obtenues par usure progressive de la thèque chez *E. florescens* (1960a, pl. 28, fig. 2 a-h). Il s'agit de coupes longitudinales, effectuées d'arrière en avant. De plus, des sections longitudinales, de droite à gauche (1960a, pl. 27, fig. 2 a-k), et des sections transversales, obtenues par arasement et usure progressive de l'appareil apical (1960a, pl. 27, fig. I a-h) sont données pour *Archiacia saadensis*. Elles sont utiles, notamment les transversales, pour la comparaison avec *Echinolampas*.

Dans le deuxième travail l'auteur donne des coupes transversales d'*E. nicaisei* et *E. dorsalis* (1960b, pl. 1, fig. 3 et 4) et une figure d'un moule interne d'*E. macrostoma*, montrant l'empreinte de l'apophyse apicale (1960b, pl. 2, fig. 9).

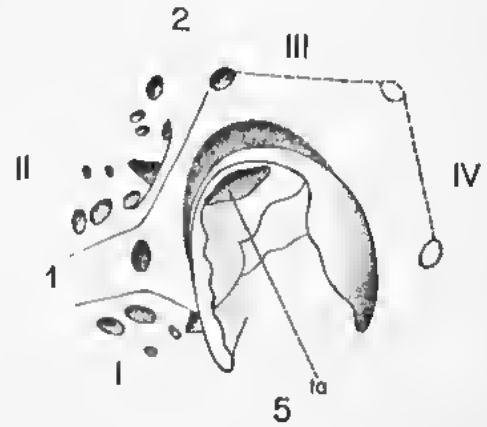


Fig. 9. — *E. cf. soyei*, Helvétien, Noyant (Maine-et-Loire) (coll. Muséum, Paléont.). — Apophyse apicale (vue à travers le péristome) (x 6). (ta : tube aquifère).

Avec le bénéfice de ces données, il a été possible d'étendre à d'autres espèces les résultats acquis. Les méthodes employées ont été l'observation directe et la technique des sections polies utilisée par Devriès. La première a porté sur les spécimens appartenant à des espèces actuelles ou présentant un remplissage de leur thèque facilement éliminé, et sur les moules internes ayant conservé en creux l'empreinte de l'apophyse apicale.

Cette méthode a pu être utilisée fréquemment. La deuxième l'a été pour les échantillons à remplissage compact et dur. L'apophyse apicale a donc pu être observée chez une dizaine d'espèces, de l'Eocène moyen à l'époque actuelle. Ce sont : *E. blaviensis*, *E. burdigalensis* (pl. II, fig. 5), *E. calvimontana*, *E. dorsalis*, *E. stellifera*, du Lutétien ; *E. richardi* et *E. scutiformis* (pl. II, fig. 8), du Burdigalien ; *E. dinanensis*, *E. dumasi* (pl. III, fig. 4) et *E. soyei* (pl. II, fig. 7 et 9), de l'Helvétien ; *E. rangi*, de l'époque actuelle. Chez tous, la structure générale est sensiblement la même.

Source : MNHN, Paris

Après A. Agassiz (1872-1874, p. 692), qui a comparé l'apophyse apicale à un entonnoir, Devriès (1960a, p. 146, 148, 153) a comparé celle d'*Echinolampas* à une tubulure. A la partie antérieure droite de celle-ci (l'Oursin étant supposé en position normale, donc à la partie antérieure gauche sur les figures où l'apex est vu par la face interne) se trouve une seconde tubulure, qui est le tube aquifère. Le fond de la première tubulure constitue une cuvette où est logé le processus terminal de la glande brune.

L'apophyse apicale se présente comme un bourrelet ou une muraille, qui se dresse sur le plancher trapézoïdal ou subcirculaire délimité par les pores génitaux et les pores ocellaires (fig. 9). Cette muraille se développe suivant une ellipse irrégulière depuis le radius I jusqu'au radius V, aux niveaux desquels elle s'abaisse ; elle s'interrompt donc en face de l'interambulacre impair (1A 5). La cuvette incomplète ainsi formée est plus ou moins fortement asymétrique par rapport au plan sagittal de l'Oursin. Elle apparaît toujours déjetée du côté de l'interradius 2. Au niveau de celui-ci la muraille présente son point de rebroussement et son épaississement maximum. Dans son épaisseur est compris le tube aquifère, qui débouche en ce point excentrique.

Une certaine variation semble se manifester dans cette constitution générale. Chez les formes récentes l'apophyse apicale apparaît plus asymétrique que chez les anciennes : la muraille s'éloigne de l'interradius 3 et tend à se déjeter fortement vers la droite de l'oursin (vers la gauche des figures vues par la face interne de la thèque). Ceci, qui est manifeste chez plusieurs espèces miocènes, semble encore plus accentué chez l'actuel *E. rangi* ; de même chez l'actuel *Conolampas sigsbei* (A. Agassiz 1904, pl. 65, fig. 7).

Il peut être intéressant de comparer la disposition de l'apophyse apicale des *Echinolampas* à celle des Echinides Réguliers et à celle des Spatangoïdes. Chez les premiers, par exemple chez *Paracentrotus lividus* (Linné) (Valentin 1841, pl. 2 fig. 12c ; Devriès 1960a, p. 147, pl. 22, fig. 6) l'aspect est bien différent à première vue, puisque le périprocte s'ouvre au centre de la cuvette délimitée par le bourrelet et en occupe la plus grande partie. Cependant dans l'interambulacre 2 le bourrelet constitue une sorte de cul-de-sac plus ou moins anfractueux, où vient se loger l'extrémité de la glande brune, le tube aquifère étant compris dans l'épaisseur du bourrelet. Chez *Dorocidaris* et *Diadema* (A. Agassiz 1872-1874, pl. 11b, fig. 4 et 7) la disposition paraît être analogue. Elle est donc assez proche de celle des *Echinolampas* : il semble bien que dans ce genre aussi le processus terminal de la glande brune est orienté suivant la direction 2-V. Chez les Réguliers, sa disposition correspond à celle de la plaque madréporique, dans l'interambulacre 2, à laquelle il est associé. Chez *Echinolampas*, à la suite de la migration du périprocte propre à tous les Irréguliers, le processus terminal de la glande brune vient occuper le centre de la plaque madréporique (et par là-même de l'apex), mais il conserve la disposition ancestrale, en accord avec la position du tube aquifère dans l'interambulacre 2. Cependant le bourrelet, à peu près continu chez les Réguliers, s'interrompt au niveau de l'interambulacre 5 chez *Echinolampas*. Ce fait est peut-être à rapprocher de la disparition du cinquième pore génital chez les Irréguliers (?).

Source : MNHN, Paris

Chez les Spatangoïdes l'apophyse apicale affecte des formes variées, mais elle est disposée parallèlement à l'interambulacre postérieur (Devriès 1960a, p. 148), tandis que le processus terminal de la glande brune s'oriente suivant le plan sagittal ou plan de Lovén (III-5) (Cuénot 1948, p. 158). La disposition est donc très différente de celle d'*Echinolampas*, chez lequel l'apophyse apicale se dresse presque verticalement sur la face interne de la thèque. Par rapport aux Echinides Réguliers ce genre offre l'image d'un stade plus proche des Spatangoïdes : le bourrelet n'est plus continu, mais interrompu au niveau de l'interambulacre postérieur, et la disposition de la cuvette semble annoncer une orientation III-5.

Résumé. — Chez les espèces d'Echinolampes récentes, l'apophyse apicale semble plus asymétrique que chez les anciennes. La disposition générale est intermédiaire entre celle des Réguliers et celle des Spatangoïdes.

IV. — AIRES AMBULACRAIRES

A) DIFFÉRENTES RÉGIONS DE L'AMBULACRE

Chaque ambulacre, comme chez tous les Oursins post-paléozoïques est constitué par deux colonnes de plaques ou assules, comprises entre la plaque ocellaire à la face apicale et le péristome à la face orale. Au niveau de la plaque ocellaire a lieu l'apparition des nouvelles plaques, qui se produit au cours de la croissance. Les plaques proches de l'apex sont donc les plus récemment formées. On qualifie parfois cette région de zone génératrice (Mercier 1932, p. 43). Au niveau du péristome se trouvent les plaques les premières formées au cours de l'ontogénie, donc les plus anciennes, correspondant aux premiers stades du développement de l'Oursin (lorsqu'il n'y a pas de résorption ultérieure, comme c'est le cas ici). Les cinq paires de plaques ambulacraires bordant le péristome sont appelées plaques péristomiennes.

Les diverses plaques de l'ambulacre ne diffèrent pas seulement par leurs âges respectifs. Elles présentent aussi des différenciations particulières selon leur position à la surface de la thèque (fig. 76 et 80).

A la face supérieure, apicale, chacune d'entre elles, élargie et basse, livre passage à deux pores groupés en une paire (zygopores), les pores ambulacraires. L'ensemble de ces plaques constitue la région pétaloïde de l'ambulacre. La série des paires de pores de chaque colonne de plaques constitue une zone porifère ou branche du pétale. Chacune affecte généralement une forme plus ou moins arquée. Il en résulte pour tout l'ambulacre un aspect lancéolé, analogue à celui d'un « pétale » de marguerite, d'où le terme d'aire ambulacraire pétaloïde ou de pétale (ambulacraire) (voir par exemple *E. burdigalensis falloti* : pl. XII, fig. 1).

Au voisinage du péristome, en arrière des péristomiennes, les plaques sont aussi élargies et basses, mais souvent très serrées et réduites dans le sens transversal, au point que certaines d'entre elles se terminent en

Source : MNHN, Paris

biseau du côté de la suture adradiale ou n'atteignent même pas celle-ci (demi-plaques internes). Chacune d'entre elles n'a qu'un seul pore. Ces pores, au lieu de former deux séries régulières, comme dans les pétales, sont disposés sur plusieurs colonnes (par exemple quatre chez de nombreuses espèces). Cette structure s'accompagne généralement d'un élargissement de l'ambulacre, qui se déprime en même temps à ce niveau et rappelle un peu les pétales de la face apicale. Elle constitue

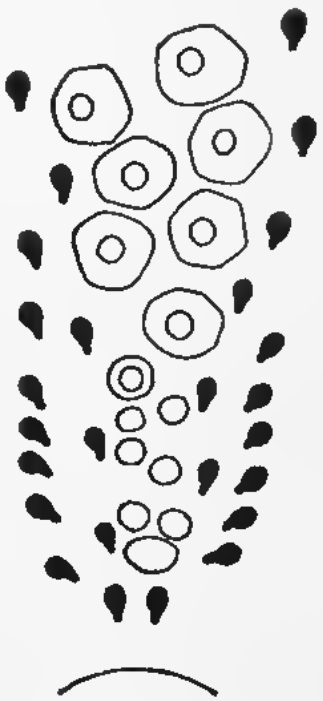


FIG. 10. — *E. ovalis*, Eocène supérieur, Peyrat (Gironde) (coll. G. Lecointre). — Ambulacre IV, phyllode (x 15).

le phyllode (fig. 10). Elle n'intéresse qu'un nombre assez réduit de plaques (par exemple dix chez beaucoup d'espèces nummulitiques). L'ensemble des phyllodes et des bourrelets interambulacraires qui les séparent a reçu le nom de floscelle (voir par exemple *E. burdigalensis falloti* : pl. XII, fig. 2).

Entre la région des pétales et celle des phyllodes, s'étend une zone formée par des plaques unipores comme celles des phyllodes, mais qui sont toujours complètes et dont les pores, minuscules, se superposent régulièrement sur deux colonnes. Généralement cette région intermédiaire comporte des plaques moins basses que celles des pétales et des phyllodes.

Bien que l'ambulacre constitue une unité morphologique, il est commode d'examiner séparément les trois régions précédemment définies.

Source : MNHN, Paris

B) LES PORES AMBULACRAIRES DES PÉTALES

Les pores étant les éléments constitutifs des zones porifères, il convient de les étudier en premier lieu. Leur caractère le plus frappant est dans leur inégalité, les internes étant généralement ronds, les externes plus ou moins allongés. De plus ils sont le plus souvent reliés par un sillon de conjugaison ; ils sont dits conjugués. Ces deux caractères ont été parfois énoncés dans la diagnose du genre, par exemple par Pomel (1885, p. 62). Il importe donc d'en bien connaître la signification.

Conjugaison des pores

Ce caractère généralement bien visible a été depuis longtemps mentionné par les observateurs, qui lui attribuent une certaine importance. Il est à peu près constant dans le genre ; cependant certaines espèces présentent des pores non conjugués ou qui le sont faiblement, par exemple *E. deshayesi*, *E. vidali*. Chez les Régulicrs également, par exemple les Cidaroïdes, Mortensen (1928, p. 14) a noté qu'il n'est pas toujours facile de décider si les pores doivent être qualifiés de conjugués ou non.

Lorsqu'il existe, ce caractère semble apparaître au cours de l'ontogénie, mais très précocement. Chez *E. fraasi*, à 4,4 mm, les zygopores déjà formés présentent entre eux un sillon de conjugaison (Kier 1957, p. 849). Chez *Rhyncholampas* le sillon de conjugaison s'accentue au cours du développement (Kier 1962, p. 182). Selon Mortensen (1948b, p. 264), il y a chez les Echinolampadidés une relation entre la structure conjuguée des zygopores et leur inégalité : les pores égaux ne sont pas conjugués, tandis que les inégaux le sont. Cette règle établie principalement d'après les espèces actuellement vivantes ne semble pas aussi générale chez les fossiles.

Au point de vue systématique, ce caractère est d'ordre spécifique : à l'intérieur du genre *Echinolampas*, les pores peuvent être légèrement inégaux et conjugués (*E. ovata*) ou égaux, non conjugués (*E. alexandri*) (Mortensen 1948b, p. 299).

En dehors de la conjugaison ou de la non-conjugaison des pores d'une paire, on peut chercher à apprécier la distance entre ceux-ci. Il arrive qu'elle soit notable et que par suite de l'usure de la thèque il apparaisse une étroite bande lisse entre les pores, tout le long des zones porifères. Des tubercules primaires envahissent parfois cet intervalle (voir chapitre « Tubercules et radioles »). C'est le cas pour un *E. ovalis*, de l'Eocène supérieur du Bordelais (sans provenance précise) (coll. Muséum, Paléont.) (fig. 125). Chez les Echinolampes actuels, H.L. Clark (1917, p. 112) attache une assez grande importance à la distance entre les pores d'une paire, mais il n'est pas suivi en cela par Mortensen (1948b). Ce caractère est souvent difficile à apprécier chez les fossiles et il semble malgré tout assez secondaire.

Source : MNHN, Paris

Structure des pores ambulacraires

Chaque paire de pores livre passage à un pied ambulacraire ou podion (« pedicel » de Lovén 1883). Celui-ci est en relation avec la vésicule podiale, située à l'intérieur de la thèque, par les deux pores ambulacraires. Ceux-ci permettent la circulation du liquide ambulacraire, qui entre dans le podion par l'externe et en sort par l'interne. L'épaisseur de la thèque étant parfois importante, il est commode de parler de canaux podiaux, dont les deux pores ambulacraires ne sont à proprement parler que les orifices externes.

La structure des pores ambulacraires a été depuis longtemps étudiée. Desmoulins (1870, p. 318) note déjà, chez *E. rongi*, que du côté interne de la thèque c'est le pore interne de la paire qui est le plus allongé, à l'inverse de ce que montre la face externe. Cela ressort aussi de la figure 15b sur la planche 80 de Quenstedt (1875). A. Agassiz (1883, pl. 17, fig. 8) donne un dessin de la face interne d'un ambulacre chez *Conolampas sigsbei*, sur lequel on peut distinguer le même fait. Devriès (1960b, p. 31, pl. 1, fig. 6-7) décrit et figure deux sections transversales à travers des pétales, chez un *Echinolampas* actuel et un *Echinolampas* éocène.

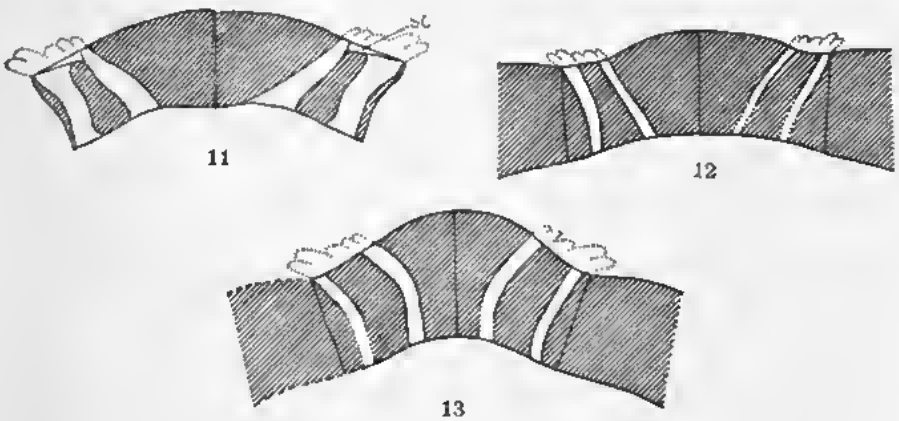


Fig. 11. — *E. rangi*, époque actuelle, provenance inconnue (coll. Muséum, Paléont.). — Ambulacre III, coupe à travers le pétale, dans sa partie moyenne, vue par la suture adorale (en trait pointillé les podia supposés) (x 5). (sc : sillon de conjugaison).

Fig. 12. — *E. blaviensis*, Lutétien, Blaye (Gironde) (coll. Muséum, Paléont., Peron). — Ambulacre V, coupe à travers le pétale, dans sa partie moyenne, vue par la suture adapicale (en trait pointillé les podia supposés) (x 5).

Fig. 13. — *E. stellifera*, Lutétien, (?) Blaye (Gironde) (coll. Muséum, Paléont.). — Ambulacre III, coupe à travers le pétale, dans sa partie moyenne, vue par la suture adapicale (x 5).

Il note que les pores sont percés obliquement à travers la thèque, l'obliquité étant plus prononcée pour les pores internes. Il en dérive à la face interne l'aspect plus étroit des pétales, et notamment de la zone interporifère. En effet, comme c'est aussi la règle chez les Echinides Réguliers (Bonnet 1926), les orifices internes des canaux du podion sont plus distants l'un de l'autre que les orifices externes (ou pores) (fig. 11, 12, 13).

Source : MNHN, Paris

On ne doit pas perdre de vue, cependant, que les podia et leurs pores alternent régulièrement le long de l'ambulacre. Ils ne sont donc pas situés dans le même plan. La coupe d'*E. rangi* de la figure 11 résulte de la cassure du pétale selon les sutures transverses des plaques, sutures qui correspondent aux zones de moindre résistance. Elle montre ainsi les canaux podiaux dans les deux zones porifères droite et gauche. Au contraire les fig. 12 et 13 ont été exécutées d'après des sections polies à travers les pétales. Elles ne peuvent montrer à la fois dans les deux zones porifères les canaux podiaux sur tout leur trajet.

Il se produit parfois une certaine variation dans la forme du pore externe d'une paire. Chez *E. rangi*, Mortensen (1927, p. 31, fig. 10) a figuré en effet de tels pores présentant un contour lobé. Plus tard (1948b, p. 290) il précise que ce n'est pas un caractère constant.

Il convient de noter qu'ordinairement l'épaisseur, ou mieux la hauteur, des plaques constituant les pétales est faible. Chez *E. rangi* par exemple, ces plaques ne sont guère plus hautes que les pores ambulacraires. Aussi ces derniers ne sont-ils pas percés à travers elles à proprement parler, mais bien plutôt entre elles, ce qui augmente la solidité (1). Ceci est particulièrement net pour le pore interne. Quant à l'externe, il échancre davantage l'une des deux plaques entre lesquelles il est compris. Chaque plaque est ainsi échancrée par des zygopores sur ses deux sutures transversales. Il est donc difficile de savoir quelle est la paire de pores qui lui appartient. Cependant on sait que les pores se forment sur le bord adoral des plaques (Gordon 1926a, p. 288). On en conclut que la paire de pores de la plaque considérée est celle qui se trouve du côté adoral. Effectivement le pore interne de cette paire échancre davantage la plaque que le pore interne de la paire adapicale. (Voir les plaques 52 des fig. 82 et 83).

Une telle structure se rencontre dans d'autres groupes d'Oursins, notamment chez les Clypéastroïdes (Cuénot 1948, p. 192), chez lesquels, en outre, des demi-plaques s'intercalent entre les primaires.

Au point de vue spécifique, H.L. Clark (1917, p. 112) attache de l'importance à la distance entre les paires de pores successives d'une zone porifère. On verra plus bas que cette distance augmente souvent à l'extrémité des pétales. De fait, il existe des espèces, par exemple *Conolampas oranensis*, *C. sigsbei*, où elle est sensiblement plus grande que chez la plupart des autres. Mais en général ce caractère est peu utilisé.

Ontogénie des pores

Il a été fait allusion plus haut au mode de formation des pores ambulacraires. Que nous apprend l'ontogénie des *Echinolampas* à ce sujet ? Il ne semble pas y avoir d'observations directes concernant ce genre. Mais chez *Rhyncholampas pacifica*, Kier (1962, p. 182) note que la forme

(1) Il faut considérer comme tout à fait erronées les figures représentant les ambulacres d'*E. depressa* et de *Conolampas sigsbei* données par A. Agassiz (1883, pl. 16, fig. 5-6 et pl. 17, fig. 3 et 7). On y voit des zygopores plus ou moins obliques, qui occupent le milieu de la hauteur des plaques.

Source : MNHN, Paris

des pores change au cours de la croissance : à 8,5 mm les pores sont égaux, conjugués ; à 21 mm le pore externe est allongé transversalement ; de 35 mm à 55 mm le pore externe devient de plus en plus allongé.

Chez d'autres Cassiduloïdes (Echinobrissidés) il en est de même : chez *Echinobrissus pseudominimus* l'allongement des pores est net à partir de 12,9 mm ; chez *Bothriopygus n. sp.* il commence à se manifester à partir de 6 mm, devenant très net à 9 mm (Devriès 1960c, p. 90, 95).

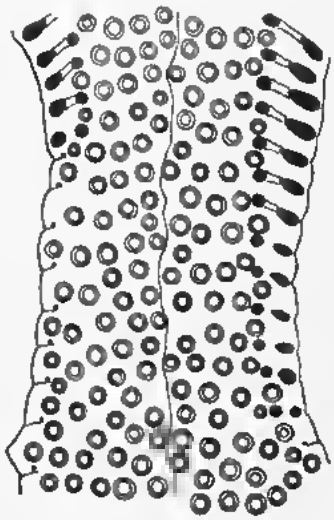


Fig. 14. — *E. ovalis*, exemplaire de la fig. 10. — Ambulacre I, région pétaloïde, partie distale (x 6).

Il est intéressant de rapprocher de cela une observation faite sur des *E. ovalis* (Roman 1956, p. 139, fig. 1 D) (fig. 14). A l'extrémité distale de la plus longue des deux zones porifères d'un pétale, d'une part les zygopores se rapprochent l'un de l'autre, l'externe devenant arrondi, en même temps que le sillon de conjugaison s'atténue ; d'autre part les paires de pores successives s'espacent. Les caractères présentés dans cette région de l'ambulacre sont ceux de la précoce ontogénie. Effectivement les dernières paires de pores des zones les plus longues sont celles qui sont apparues les premières au cours du développement. D'autres espèces, par exemple un *E. hoffmanni*, manifestent le même phénomène à l'extrémité de leurs zones porifères. L'étude de l'ontogénie conduit à des résultats concernant la systématique. Ainsi le genre *Progonolampas* Bittner 1892 avait été établi pour une espèce aux pores ronds, non conjugués. Mortensen (1948b, p. 299) l'a avec raison replacé parmi les *Echinolampas*.

Rôle des podia des pétales

Connaissant la structure des canaux et des pores par lesquels passe le podion, il importe de connaître aussi le podion lui-même. Chez les Cassiduloïdes, les podia de la région pétaloïde des ambulacres sont

Source : MNHN, Paris

différenciés en organes respiratoires ou branchies. Les podia de la face apicale des Réguliers jouent aussi ce rôle, au moins en partie, mais sans présenter de différenciations remarquables. Chez les *Echinolampas* les podia des pétales ne semblent pas avoir été figurés. Cependant A. Agassiz (1872-1874, p. 697, pl. 32, fig. 6-7) a fait connaître ceux du genre voisin *Rhyncholampas* (chez *R. pacifica*), qui ne doivent pas en différer beaucoup. Il les décrit comme plats, larges, légèrement lobés latéralement et à l'extrémité. Il les compare à ceux du genre *Echinarachnius*, mieux connus (A. Agassiz 1872-1874, p. 696, pl. 31). Dans ces derniers l'extrémité du podion, très allongée, peut s'étendre vers l'extérieur du pétale ou se contracter indépendamment de la partie basale élargie. Cela ne semble pas avoir été le cas pour *Rhyncholampas* et *Echinolampas*, chez lesquels le podion en forme de lame s'allonge seulement un peu au-delà de la ligne de suture adradiale.

Une intéressante variation de cette structure se manifeste chez les espèces à pétales saillants. La zone interporifère est en saillie par rapport à la surface de la thèque, en sorte que les zones porifères, au lieu d'être à peu près au niveau de celle-ci, se trouvent faire un angle notable avec elle. La disposition des canaux podiaux ne peut manquer de s'en trouver affectée.

A ce point de vue les deux espèces contemporaines, proches parentes, ayant vécu dans la même mer en des points voisins, *E. blaviensis* et *E. stellifera*, fournissent un excellent matériel d'étude. Le premier, aux pétales peu saillants, offre en section une figure comparable à celle d'*E. rangi* (fig. 12). Chez *E. stellifera*, au contraire, les canaux podiaux, et surtout les perradiaux, au lieu d'être sensiblement rectilignes, présentent une forte courbure vers le côté perradial en approchant de la face externe de la thèque (fig. 13).

La signification d'une telle structure serait à chercher dans le mode de vie de l'espèce. Par rapport à *E. blaviensis*, *E. stellifera* représente une forme adaptée à la vie sur une bordure littorale, en eaux agitées. Le bombement de la zone interporifère des pétales réalise un épaississement de la thèque à ce niveau, donc une plus grande solidité. Les podia fragiles se trouvent plus exposés, mais la saillie du pétale peut réaliser une certaine protection pour eux.

Sur un plan plus général, la différenciation des zygopores et l'acquisition d'un sillon de conjugaison apparaissent comme des perfectionnements dans la fonction respiratoire, qu'assurent les podia des pétales. L'allongement du pore externe correspond à un plus grand développement du podion, ce qui accroît la surface d'échange du milieu interne avec le milieu externe. Le sillon de conjugaison réalise peut-être une meilleure assise pour ce podion élargi.

Résumé. — On distingue trois régions dans un ambulacre : les régions des pétales et des phyllodes et la région intermédiaire, comprise entre elles. La conjugaison des pores des pétales apparaît très précocement. Ce caractère est d'importance spécifique. Les pores ambulacraires des pétales sont ouverts entre les assules successives. Leur forme change au cours de l'ontogénie, l'externe pouvant devenir plus allongé. Cette différenciation représente un perfectionnement dans la fonction respiratoire. A une vie en eaux agitées correspondent des podia mieux protégés (zone interporifère des pétales bombée).

Source : MNHN, Paris

V. — RÉGION DES PÉTALES

A) GÉNÉRALITÉS

Un des traits marquants des *Echinolampas* est de posséder des ambulacres pétaloïdes (1). Chez maints Cassiduloïdes les ambulacres sont au contraire qualifiés de subpétaloïdes. Il s'avère que ces termes ont été employés de manières opposées par les auteurs. L'opinion exprimée plus haut (au chapitre « Aires ambulacraires ») est celle de Bernard (1895, p. 273), Gregory (1900, p. 320), Moret (1940, p. 180) et Devriès (1960a, p. 185). Pour eux les ambulacres des *Echinolampas* sont pétaloïdes, tandis que ceux des genres *Clypeus*, *Pygurus*... sont subpétaloïdes. Kier (1962) aussi l'admet implicitement. On parle de pétale lorsque la structure de l'ambulacre change brusquement au-delà de la région ainsi différenciée : au lieu de comporter deux pores bien visibles, chaque plaque n'en comporte plus qu'un, minuscule. Dans un ambulacre subpétaloïde au contraire la structure varie progressivement, les plaques comportant toutes deux pores ; ceux-ci sont très différents, l'un punctiforme, l'autre allongé en fente, dans la région subpétaloïde, puis ils redeviennent punctiformes au-delà, sans changement brusque.

Inversement Lambert et Thiéry (1909-1925, p. 29), suivis par Mercier (1932, p. 45) définissent comme pétaloïdes les ambulacres à pores dissemblables, où se produit une variation progressive de la structure, et comme subpétaloïdes ceux où les pores sont peu différents.

A l'origine de ces divergences semblent se trouver les définitions de Zittel (1883, p. 471), selon lequel les ambulacres subpétaloïdes, intermédiaires entre les ambulacres pétaloïdes et les ambulacres simples des Réguliers, sont composés de pores égaux, ronds, non conjugués. La première acception, presque unanimement suivie, est sans nul doute préférable. Il reste que l'emploi de ces termes imagés ne doit pas faire oublier la profonde différence de structure qu'ils recouvrent. En effet, chez beaucoup d'espèces d'*Echinolampas*, les ambulacres dits pétaloïdes ne revêtent pas nettement l'aspect d'un pétale, en raison de la forme peu ou à peine arquée de leurs zones porifères (par exemple *E. africana*).

Suivant la courbure des zones porifères on parle de pétales ouverts ou de pétales fermés : dans le premier cas les deux zones porifères, à leur partie distale, tendent à se rejoindre sur la suture perradiale de l'ambulacre ; dans le dernier cas elles restent subparallèles entre elles. Il existe tous les intermédiaires entre ces deux structures. Elles constituent des caractères fréquemment utilisés en systématique.

Les cinq pétales d'un *Echinolampas* ne sont pas identiques entre eux comme ceux d'un Oursin Régulier. La symétrie bilatérale y est toujours marquée (voir par exemple pl. I, fig. 4). D'après leur position, qui s'accompagne souvent de différences dans leurs longueurs relatives,

(1) Pour les pores ambulacraires des pétales, voir le chapitre précédent.

Source : MNHN, Paris

on distingue le pétale impair, généralement plus court, III, et les pétales pairs ; parmi ceux-ci les antérieurs, II et IV, et les postérieurs, I et V. Il est assez commode de parler de pétales latéraux pour désigner les pétales pairs antérieurs. (Voir aussi les fig. 1 et 3).

B) ZONES PORIFÈRES

Chaque pétale comprend, comme il a été dit, deux zones porifères. Celles-ci sont généralement de longueurs différentes (Pomel 1885, p. xxv, dit que les pétales pairs « paraissent être boiteux »), ce qui, en l'absence de tout autre élément d'orientation (pores génitaux, péristome, périprocte), indique immédiatement l'avant et l'arrière de l'oursin. Les zones les plus longues sont dans l'ambulacre impair généralement la zone de droite IIIa (fig. 15), dans les ambulacres latéraux les zones postérieures, IIa et IVb, dans les ambulacres postérieurs les zones antérieures Ib et Va. Inversement les zones les plus courtes sont IIIb, IIb et IVa, Ia et Vb. Dans les ambulacres pairs ce sont les plus proches du plan sagittal, d'où leur nom de zones internes, les autres étant les zones externes (Pomel 1885, p. xxv, Kier 1962).

Il convient d'examiner en détail la longueur inégale des zones porifères des pétales.

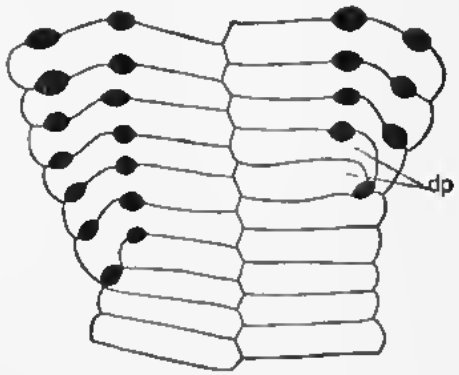


Fig. 15. — *E. cf. lycopersica*, Oligocène supérieur ou Miocène inférieur, Cartagena (Cuba, Las Villas) (coll. Muséum, Paléont.). — Ambulacre III, extrémité distale du pétale, l'apex étant supposé vers le haut de la figure (x 7,5). (dp : demi-plaques).

Longueur inégale des zones porifères des pétales

Ce caractère est fréquemment invoqué en systématique. Comme la plupart des caractères employés en systématique, il ne suffit pas à lui seul à définir le genre *Echinolampas*, puisqu'il est partagé avec d'autres genres de Cassiduloïdes tertiaires (*Rhyncholampas*, *Cassidulus*) (Kier 1962, p. 11). Il est considéré par les auteurs comme de valeur au moins spécifique, sinon subgénérique. Il convient donc d'examiner s'il est vraiment constant ou bien quelle est sa variation à l'intérieur d'une espèce. La réponse à cette question implique l'étude de l'ontogénie.

Source : MNHN, Paris

Ontogénie.

L'ontogénie du genre *Echinolampas* est relativement bien connue, les principaux résultats étant dus à A. Agassiz (1872-1874, 1883, 1904), à Hawkins (1920) et plus récemment à Mortensen (1948b) et à Kier (1957). On peut aussi utiliser les études relatives à d'autres Cassiduloïdes voisins, tels que *Rhyncholampas*, dont les représentants actuels sont mieux connus (Kier 1962).

Au cours de l'ontogénie un Echinide Irrégulier passe par un stade comparable à un Echinide Régulier. Ainsi tous ses ambulacres sont semblables et indifférenciés. De plus, caractère très primitif, chaque zone porifère est constituée sur toute son étendue par une série de pores simples superposés, au lieu de paires de pores comme c'est la règle chez l'adulte (Cuénot 1948, p. 152). Chez *Echinolampas* il en est manifestement de même, ce stade étant connu chez le sous-genre voisin *Conolampas*, plus précisément chez *C. sigsbei*, tandis que le stade qui lui succède immédiatement est connu chez *E. depressa*. L'individu très jeune de *C. sigsbei*, mesurant 3,5 mm de longueur, avait été décrit à l'origine sous le nom de *Pygaster relictus, n. sp.* (Lovén 1874, p. 79, note 1), puis plus tard sous celui de *Pygastrides relictus* (Lovén 1888). Son appartenance à *C. sigsbei* fut reconnue par A. Agassiz (1883), puis perdue de vue, pour être finalement confirmée par Mortensen (1948b). Ses zones porifères ont été décrites comme composées de paires de pores ou plutôt de pores confluents (en réalité il s'agit de pores simples de forme particulière). Le fait est confirmé par une figure de la même espèce, à 12, 7 mm de longueur, donnée par A. Agassiz (1872-1874, pl. XVI, fig. 11), puis modifiée par Hawkins (1920b, pl. VII, fig. 5) sous le nom d'*E. depressa*. Les pores sont représentés manifestement comme doubles par ce dernier auteur, le pore externe étant punctiforme et minuscule, à l'inverse de la disposition habituelle. La figure d'A. Agassiz est beaucoup moins nette à cet égard et le dessin de détail agrandi (pl. XVI, fig. 12) montre des pores simples sans aucune ambiguïté. En outre une vue apicale de l'exemplaire considéré (pl. XVI, fig. 8) est donnée : ses zones porifères n'ont de pores doubles que dans les zones externes.

Lorsque l'Oursin grandit, la différenciation des ambulacres en pétales commence à se manifester. Des paires de pores sont produites au niveau des plaques ocellaires, en des zones placogènes situées au centre de leur bord adoral (Saint-Seine 1958, p. 367). Les paires de pores appartenant aux branches des pétales pairs destinées à devenir les plus longues (IIa et IVb, Ib et Va) apparaissent les premières, alors que dans les branches qui resteront les plus courtes (IIb et IVa, Ia et Vb) subsistent des pores simples. Puis des paires de pores se forment à leur tour dans celles-ci ainsi que dans les branches du pétale impair (dans celle de droite d'abord, en général) et dès lors le rythme de production de nouvelles paires de pores est le même dans les zones porifères les plus courtes et les plus longues, la différence de longueur (ou plus exactement la différence dans le nombre de paires de pores) entre elles restant constante. Cependant la différence de longueur relative tend à décroître progressivement au fur et à mesure de la croissance, puisque chacune des zones augmente de longueur. L'inégalité paraît donc beaucoup

Source : MNHN, Paris

plus marquée chez les individus jeunes. Bien que remontant à la précoce ontogénie, elle n'est pas constante à l'intérieur d'une espèce, comme l'avait déjà noté A. Agassiz (1883, p. 46) à propos d'*E. depressa*. Cela ressortit à la variation individuelle.

Variation à l'état adulte.

On sait que l'inégalité de longueur entre les zones porifères des pétales ne varie pas au cours du développement, mais qu'elle n'est pas constante à l'intérieur d'une espèce. Quelle est l'étendue de sa variation ?

E. stellifera a été choisi pour étudier ce caractère. Sur près de cinquante exemplaires, provenant du Lutétien de Blaye (Gironde), les nombres de paires de pores dans les zones porifères des divers pétales ont été comptés. Les résultats sont présentés dans le tableau I, donnant les différences entre les nombres de zygopores dans les deux branches d'un même pétale. La déviation standard exprime la dispersion des valeurs autour de la moyenne (en nombre de zygopores). Le coefficient de variation l'exprime de manière relative en pourcentage.

TABLEAU I

Pétale		Numéro	Nombre d'exempl.	Étendue	Moyenne	Déviation standard	Coefficient de variation
Impair		III	39	(—2)-4	0,95	0,049	42,10
latér.	droit	IIa-IIb	41	4-13	8,85	2,439	27,56
	gauche	IVb-IVa	45	4-16	9,33	2,855	30,60
post.	droit	Ib-Ia	43	(—2)-7	3,23	2,186	67,67
	gauche	Va-Vb	39	1-9	4,85	2,157	44,47

A l'examen de ce tableau on constate que la variation est extrême, comme en témoignent les pourcentages des coefficients de variation, notamment dans les pétales postérieurs. Cependant dans ces mêmes pétales l'inégalité de longueur entre les deux branches est relativement faible, alors que la dispersion des valeurs est du même ordre que dans les pétales latéraux, ce qui explique l'importante variation relative. En ce qui concerne le pétale droit, où le coefficient de variation est très fort, des individus présentant des anomalies dans leurs zones porifères font partie de la population envisagée.

Des résultats comparables sont obtenus chez *E. burdigalensis*, du Lutétien du Bordelais.

Malgré cette variation individuelle, le caractère de l'inégalité plus ou moins prononcée de la longueur des zones porifères a été utilisé en systématique, concurremment avec d'autres, comme un caractère, sinon de premier ordre, du moins commode pour distinguer des espèces voisines (Tessier 1952, p. 299).

Variation selon le côté de l'oursin.

Du tableau précédent, il ressort aussi que l'étendue de la variation et par suite la moyenne, la déviation standard et le coefficient de varia-

Source : MNHN, Paris

tion, ne sont pas rigoureusement les mêmes dans les pétales correspondants, selon qu'il s'agit des pétales du côté droit ou du côté gauche de l'individu considéré. De fait les zones porifères correspondantes des mêmes pétales, à droite et à gauche, ne comptent pas le même nombre de paires de pores. Cela avait été noté par LAMBERT (1912-1927, p. 42) chez *E. stellifera*, puis par MORTENSEN (1948b, p. 278) chez *E. ovata* actuel. De plus le pétale impair a des zones porifères droite et gauche

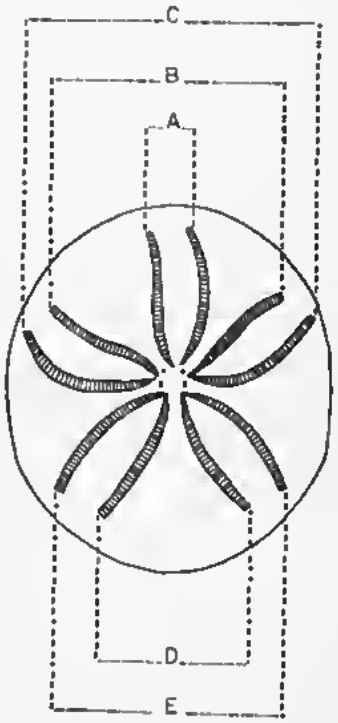


FIG. 16. — *E. stellifera*, Lutétien, Blaye (Gironde) (coll. J. R.). — Face apicale (schématique) (x 1). (les lettres A... E correspondent aux croquis A...E de la fig. 17).

de longueurs différentes, la zone de droite étant généralement la plus longue : ainsi notamment chez *E. clauda* (POMEL 1885, p. XXV), chez *E. ovata* (MORTENSEN 1948b, p. 278) et aussi chez certains autres genres de Cassiduloïdes tertiaires (KIER 1962, p. 11).

Par exemple chez un *E. stellifera*, du Lutétien de Blaye (coll. Muséum, Paléont., Linder, n° 1), les nombres de paires de pores sont les suivants :

		A gauche	A droite
Ambulacre impair		47	51
Ambulacres latéraux	branches antérieures	43	46
	branches postérieures	52	55
Ambulacres postérieurs	branches antérieures	56	55
	branches postérieures	53	49

Source : MNHN, Paris

Il y a donc là un élément de dissymétrie certain. Une étude statistique portant sur une quarantaine d'exemplaires le confirme. Pour mettre en évidence les résultats de celle-ci, on a construit les polygones des fréquences, concernant les nombres de paires de pores, existant dans les mêmes branches de pétales correspondants (à gauche et à droite), par exemple dans IIa et IVb, IIb et IVa (fig. 16 et 17 C et B).

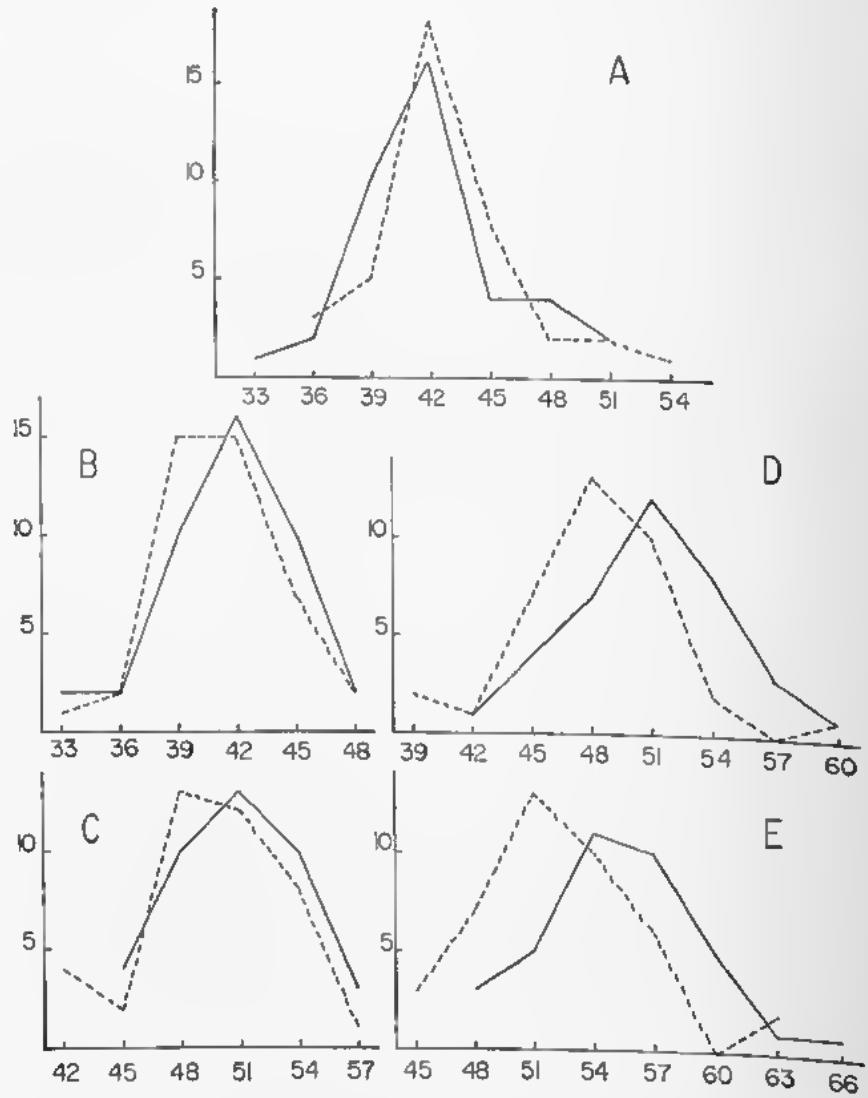


Fig. 17. — Polygones de fréquences, concernant les nombres de zygopores dans les branches des divers pétales, chez des *E. stellifera*, du Lutétien de Blaye (Gironde) (en abscisse, les nombres de zygopores ; en ordonnée, les nombres d'individus ; en trait plein, les branches de gauche des deux pétales ; en trait interrompu, les branches de droite). A : pétale impair ; B et C : pétales latéraux (branches antérieures B, branches postérieures C) ; D et E : pétales postérieurs (branches postérieures D, branches antérieures E).

Source : MNHN, Paris

Sur les deux graphiques représentant la variation du nombre de zygopores dans les branches des pétales postérieurs, à gauche et à droite (fig. 17, D et E), on constate que les lignes correspondant aux branches de gauche sont nettement décalées vers la droite des figures par rapport à celles qui correspondent aux branches de droite. Cela montre que les branches de gauche comptent sensiblement plus de pores que celles de droite. Le même fait se retrouve dans les pétales latéraux, quoique un peu moins accentué. Dans le pétale impair c'est plutôt l'inverse, la branche de droite étant généralement la plus longue, comme il a été dit plus haut (fig. 17A).

En résumé, dans l'ambulacre impair la branche de droite est généralement la plus longue, tandis que dans les ambulacres pairs c'est toujours la branche de droite qui est la plus courte par rapport à son homologue de gauche ; la différence de longueur étant plus marquée dans les pétales postérieurs.

Les mêmes résultats ont été trouvés naguère par une autre méthode (Roman 1957). Au lieu de compter les nombres de zygopores, on avait mesuré la longueur des zones porifères (en négligeant la cause d'erreur due à la courbure de la thèque).

Jusqu'à présent aucune explication satisfaisante de cette dissymétrie n'a été donnée. Il a été tenté de la rapprocher de celle qui se manifeste dans la direction du pétale impair, particularité notée par Pomel (1885, p. xxv). Ce pétale est fréquemment déjeté vers le côté droit, réduisant ainsi l'étenduc de l'interambulacre adjacent (Roman 1957, p. 70) (fig. 16).

Variation selon les espèces.

Dans le cas général l'inégalité de longueur des zones porifères dans un même ambulacre est beaucoup plus marquée dans les ambulacres latéraux que dans les ambulacres postérieurs. Il est cependant des cas où elle est peu marquée dans les uns et les autres (groupe des *Palaeolampas*, par exemple *E. africana*). D'autres fois les pétales antérieurs ont leurs branches égales et seuls les pétales postérieurs manifestent l'inégalité des zones porifères si fréquente dans le genre. C'est le cas pour le groupe des *Echinolampas* libyco-sénégalais, « à physionomie d'*Echinanthus* » (Lambert 1935a). Il arrive même que les longueurs relatives des zones porifères s'inversent : ainsi chez *E. crameri*, chez *E. woodringi*, chez un *E. hoffmanni* les branches postérieures des pétales postérieurs sont plus longues que les branches antérieures des mêmes pétales.

Largeur inégale des zones porifères

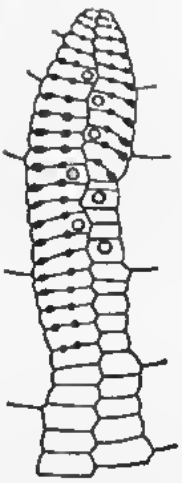
Les zones porifères des pétales sont la plupart du temps de largeur sensiblement égale. Cependant beaucoup d'espèces présentent dans leurs pétales postérieurs des zones porifères internes plus étroites que les externes. Il en est ainsi chez les espèces de l'Eocène moyen du Sénégal, chez *E. crameri*, *E. goujoni*, *E. linaresi*, etc.

Un tel caractère est connu typiquement dans le genre *Eurhodia*,

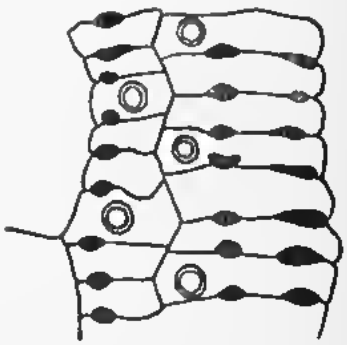
Source : MNHN, Paris

où il est très marqué. Il pourrait s'agir d'un caractère évolutif. Chez les Cassiduloïdes, KIER (1962, p. 11) note que, au Crétacé inférieur, il y a prédominance d'espèces à pétales ouverts et à zones porifères externes étroites ; au Crétacé supérieur au contraire, il existe une tendance à l'acquisition de pétales fermés, plus courts, avec des zones porifères externes plus larges.

Il est intéressant de signaler, en regard de cette largeur inégale affectant les zones porifères d'un même pétale, qu'elle peut intéresser parfois les deux colonnes de plaques dans leur ensemble. En effet, chez des espèces à branches des pétales assez inégales, il arrive que les deux colonnes soient de largeurs très différentes, celle du demi-ambulacre pétaloïde et la colonne non pétaloïde, qui est beaucoup plus étroite. Cependant, au-delà de l'extrémité de la plus longue des deux branches, les demi-ambulacres redeviennent égaux entre eux. Cela se manifeste par exemple chez *E. silensis* jeune (fig. 18 et 19) et chez *E. sandiegensis*.



18



19

FIG. 18. — *E. silensis*, Lutétien, Callosa (Province d'Alicante) (coll. Cotteau) ; individu de 15,8 mm. — Ambulacre II, région pétaloïde (x 10).

FIG. 19. — *E. silensis*, même exemplaire. — Pétale IV, région moyenne (l'apex est vers le haut de la figure) (x 20).

COURBURE DES ZONES PORIFÈRES

Il a été noté plus haut que chez les *Echinolampas* l'aspect des pétales peut être plus ou moins pétaloïde, suivant que leurs zones porifères sont très arquées ou au contraire sensiblement rectilignes. La courbure des zones porifères se produit au cours de l'ontogenèse. Chez un « *Echinolampas sp.* (junior) » de la série de Kirthar, de 16 mm, DUNCAN et SLADEN (1884, p. 175, pl. 31, fig. 1-5) ont noté que dans chaque paire la distance entre les zygopores augmente de l'apex jusqu'à la neuvième plaque, et qu'ensuite elle commence à diminuer. Il en résulte la tendance du pétale à se fermer à son extrémité distale.

Source : MNHN, Paris

On doit signaler que lorsque les zones porifères prennent une forme arquée, les paires de pores ont tendance à se disposer plus obliquement par rapport à l'axe du pétale que dans les zones porifères à peu près droites : elles convergent adapicalement.

La disposition arquée des zones porifères ne peut manquer de se manifester dans la structure des plaques constituant l'ambulacre. En effet la zone porifère la plus courte est souvent plus arquée que l'autre.

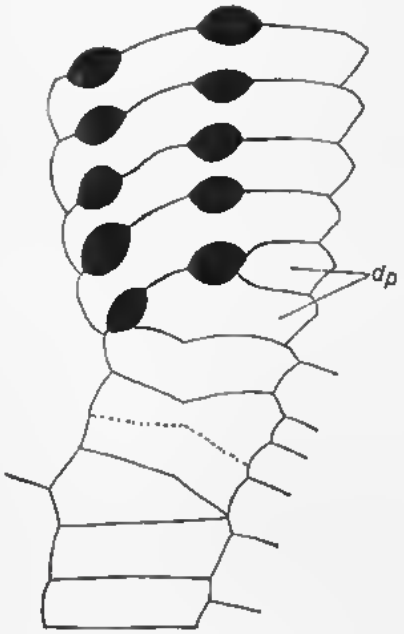


FIG. 20. — *E. florescens*, Oligocène, Kef Irhoud (Algérie) (coll. Muséum, Paléont.). — Demi-ambulacre IVa, partie distale du pétale (x 15). (dp : demi-plaques).

A son extrémité les pores ont tendance à se disposer de plus en plus obliquement par rapport à la suture perradiale, presque dans le sens méridien, si bien que certaines plaques ne peuvent plus atteindre la suture adradiale et se trouvent oblitérées de ce côté : il y a donc formation de demi-plaques internes. *E. florescens*, dans les pétales latéraux (fig. 20), et *E. cf. lycopersica*, tout particulièrement dans le pétale impair (fig. 15), en offrent des exemples, de même que *E. keiensis* (MORTENSEN 1948b, fig. 266c, p. 277).

On pourrait voir là, semble-t-il, l'indice d'un stade intermédiaire entre les triades conservées dans le phyllode et les plaques toutes primaires des pétales. HAWKINS (1926) a décrit un tel stade dans la région non pétaloïde d'*Oligopygus*. Il y voyait même le chaînon manquant (« missing link ») entre les Echinonéidés et les Echinolampadidés. Dans l'ontogénie de cette dernière famille, existerait, selon cet auteur, une tendance manifeste à sauter les stades inutiles de la récapitulation, en l'espèce les demi-plaques, dont on retrouve ici des traces.

Source : MNHN, Paris

La tendance des zygopores de l'extrémité des pétales à la disposition sur une verticale est fréquente chez les Clypéastroïdes, par exemple chez *Rotula*. Cette disposition est connue également chez les *Cidaris* jeunes et chez *Bothriocidaris*. Elle a donc été considérée comme un caractère ancestral. Il convient de rappeler que dans l'exemple décrit elle concerne précisément les zygopores les plus jeunes ontogéniquement.

Relation entre l'inégalité de longueur des branches des pétales et les deux séries de péristomiennes

On a vu plus haut que les branches des pétales les plus courtes sont Ia et Vb, IIb et IVa, et généralement IIIb. On sait d'autre part qu'à la face orale les plaques ambulacraires qui bordent le péristome, ou péristomiennes, sont inégales entre elles dans chaque ambulacre, la plus grande présentant deux pores (au lieu d'un). (Voir fig. 29 et 30).

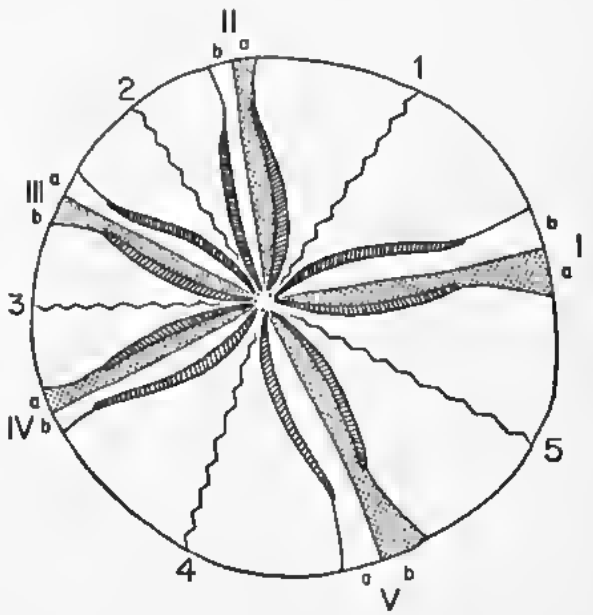


Fig. 21. — *E. hemisphaerica*, (?) Helvétien, Narosse (Landes) (d'après Lambert 1913) ; original du moule de Neuchâtel n° 34. — Face apicale (en pointillé, les demi-ambulacres de la première série) (schéma, pour montrer le plan de symétrie de von Ubisch, II-4) (x 0,6).

Selon Lovén (1874) on distingue ainsi deux séries de plaques : les grandes bipores appartenant à la première série, les petites unipores à la deuxième série, bien qu'en réalité chez un Irrégulier, tel que *Echinocardium*, ces dernières aient été formées un peu avant les premières (Gordon 1926b, p. 285, note 1). De plus la disposition de ces péristomiennes obéit à une loi énoncée par Lovén (1874, p. 14), connue sous le nom de loi d'hétérotropie, selon laquelle les plus grandes, ou péristomiennes bipores, sont dans les demi-ambulacres Ia et Vb d'une part, IIa et IVa de l'autre, IIIb dans le radius impair (fig. 21).

Source : MNHN, Paris

On constate immédiatement que les zones porifères les plus courtes correspondent aux plaques de la première série et aux péristomiennes bipores, sauf dans le cas de l'ambulacre II. On sait aussi que la disposition des branches des pétales est symétrique par rapport à l'axe antéro-postérieur, sauf dans l'ambulacre impair. Or dans ce cas il semblerait indifférent que l'une quelconque des deux zones soit la plus courte.

Si on reporte sur un schéma les données précédentes (fig. 21), on remarque les éléments d'asymétrie dus aux ambulacres II et III. Mais il existe un plan selon lequel il y a davantage de symétrie que de toute autre façon, plan par rapport auquel Ia et IIIb d'une part, IVa et Vb de l'autre sont respectivement symétriques entre eux. Ce plan passe par l'ambulacre II et l'interambulacre 4. Il correspond précisément au plan primordial de VON UBISCH, par rapport auquel sont symétriques les plaques ambulacraires péristomiennes (VON UBISCH 1913, p. 18, fig. 1-3 ; HYMAN 1955, p. 502-505, p. 511, fig. 219 C). C'est aussi le plan cristallographique pour les plaques apicales dans le premier groupe défini par LUCAS (1953) (DEVRIÈS 1954, p. 102). On s'explique donc que la zone porifère de droite soit généralement la plus courte.

C) TRISOCIATION DES PLAQUES DES PÉTALES

HAWKINS (1920b, p. 400, pl. VII, fig. 5) a fait connaître, d'après A. AGASSIZ (1872-1874, pl. 16, fig. 11), l'existence de plaques ambulacraires trisociées, c'est-à-dire disposées par groupes de trois ou triades (1), chez le jeune *Conolampas sigsbei*, à 12,7 mm de longueur (HAWKINS parle d'*E. depressa*, à la suite d'A. AGASSIZ, mais ce dernier (1883) a reconnu par la suite qu'il s'agissait en réalité d'une espèce différente). A ce stade, des zygopores sont déjà formés dans les zones porifères externes. La figure donnée par A. AGASSIZ et reproduite modifiée par HAWKINS intéresse la région située au-delà de l'extrémité des pétales. Cependant la même structure se rencontre aussi dans la région pétaloïde comme le montre un *E. depressa* de 30 mm (A. AGASSIZ 1872-1874, pl. 16, fig. 21). On remarque en effet que, dans les pétales, la suture perradiale dessine de larges zigzags, correspondant à plusieurs paires de pores, chaque groupe de trois plaques, ou triade, comportant un tubercule.

Il est intéressant de rechercher si les *Echinolampas* fossiles présentent des plaques trisociées. Ce caractère existant chez les jeunes de formes actuelles, on peut se demander s'il ne s'agit pas d'un caractère aneestral réapparaissant au cours de l'ontogénie. Dans l'affirmative on doit s'attendre à le retrouver chez les espèees plus anciennes, à un degré de développement d'autant plus grand qu'on remonte davantage dans le temps.

De fait, une espèce, très voisine du jeune *E. depressa* de 30 mm figuré par A. AGASSIZ, offre un exemple de plaques ambulaeraires trisociées. Il s'agit d'*E. silensis*, de l'Eocène moyen de la province d'Alicante

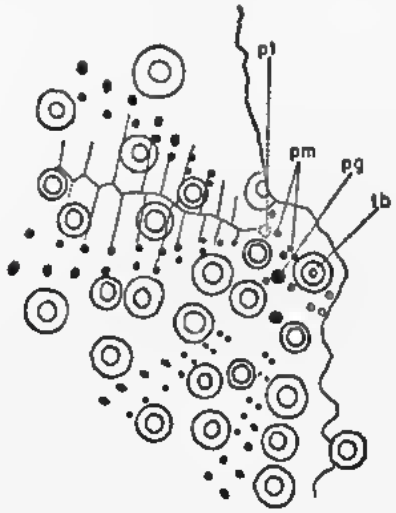
(1) Il s'agit de plaques groupées, c'est-à-dire conservant leurs sutures transversales, et non de plaques composées ou majeures.

Source : MNHN, Paris

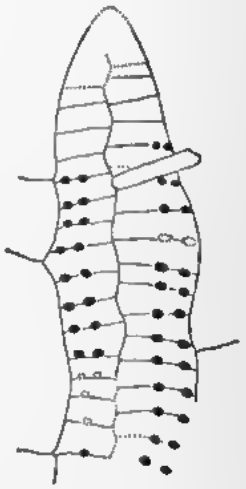
(Callosa) (fig. 18 et 19 et pl. III, fig. 8). Sur un individu de 15,8 mm on distingue dans les pétales une suture perradiale faisant de larges zigzags, correspondant à des groupes de trois plaques. Dans chacune de ces triades la plaque médiane présente un tubercule du côté perradial, soulignant ainsi la disposition trisociée. Celle-ci se poursuit depuis l'apex (pour autant qu'on en peut juger) jusque vers l'extrémité de chacun des pétales pairs, mais elle disparaît cependant un peu avant la fin de la plus longue des deux branches ; au contraire dans le pétale impair qui est beaucoup plus court, elle intéresse encore le début de la région intermédiaire.

A 15,8 mm, *E. silensis* a ses pores génitaux ouverts. Il est déjà à un stade assez avancé de son développement, pouvant être qualifié d'éphébique. D'autres exemplaires de la même espèce, plus âgés, n'ont pas montré trace de triades dans leurs pétales.

Chez d'autres formes jeunes d'espèces différentes, la structure trisociée a été recherchée. Elle a été trouvée chez deux *Echinolampas* du Lutétien du Sénégal (fig. 22 et 23). Le plus jeune, de 9,8 mm, très proche



22



23

Fig. 22. — *E. anceps*, Lutétien, M'Bathié (Sénégal) (coll. Gorodiski, n° 686) ; individu de 14,2 mm. — Ambulacres IV et V, région proximale des pétales (x 20). (pg : pore génital ; pm : pores madréporiques ; pt : pore tentaculaire ; tb : tubercule).

Fig. 23. — *E. cf. anceps*, Lutétien, Bariker (Sénégal) (coll. Gorodiski, n° 1096) ; individu de 9,8 mm. — Ambulacre I, région pétaloïde (x 20).

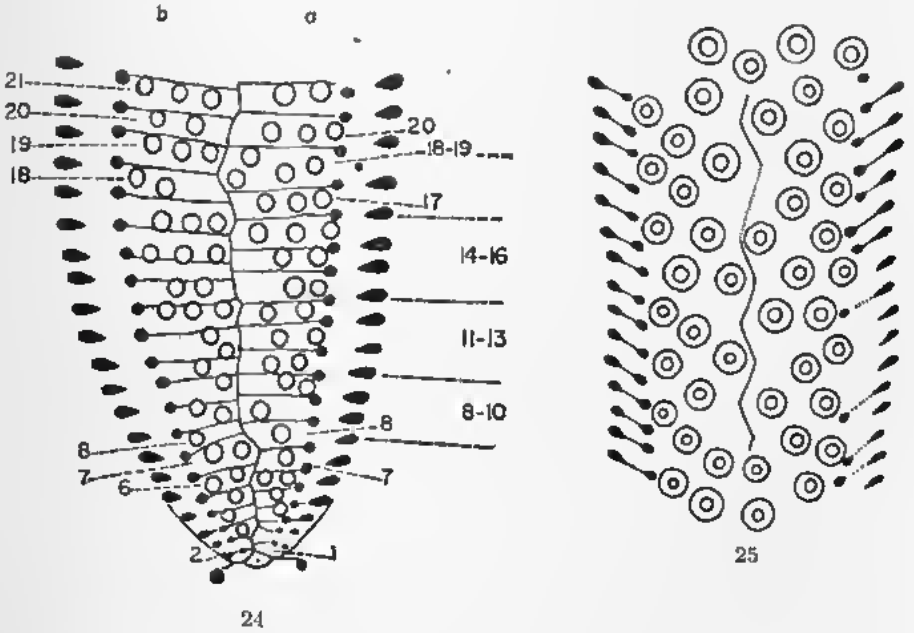
d'*E. anceps*, sans qu'une attribution indiscutable semble possible, aux pores génitaux sans doute non ouverts (?), présente une suture en larges zigzags sur toute l'étendue de ses pétales ; elle cesse à l'extrémité de la moins longue des branches. Un *E. anceps* de 14,2 mm, aux pores génitaux ouverts, a des plaques trisociées dans la partie proximale du pétale seulement : on ne compte que deux triades nettes dans chaque zone.

La même structure a été trouvée chez un jeune *E. kleini*, de l'Oligocène supérieur. A un stade encore éphébique (pores génitaux ouverts),

Source : MNHN, Paris

l'exemplaire de cette grande espèce (coll. Lambert) mesure déjà 42,3 mm. Ses pétales montrent une suture en larges zigzags. Mais à 46,3 mm il n'y en a plus trace.

Il est naturel de rechercher la trisociation des plaques chez les adultes des espèces d'*Echinolampas* les plus anciennes. Les formes du Lutétien sont déjà relativement proches de la naissance du genre, puisque seules de rares espèces se rencontrent dans l'Eocène inférieur. Parmi celles-ci aucune de celles qui ont été examinées (*E. leymeriei*, du Lutetien inférieur ; *E. bothriopygoides*, de l'Yprésien au Lutétien inférieur ; *E. valetlei*, de l'Eocène inférieur) n'a montré de triades nettes. Seul *E. humei*, de l'Yprésien, en présente peut-être, sans qu'on puisse se prononcer avec une entière certitude, d'après le matériel étudié.



24

Fig. 24. — *E. stellifera*, Lutétien, (?) Blaye (Gironde) (coll. Muséum, Paléont.). — Ambulacre IV, partie proximale du pétale (les sillons de conjugaison des zygopores n'ont pas été représentés) (x 7,5).

Fig. 25. — *E. scutiformis*, Burdigalien (?), provenance inconnue (coll. d'Orbigny, n° 8996). — Ambulacre III, région distale du pétale (x 6).

Cependant la structure trisociée apparaît chez des adultes d'espèces diverses, de l'Eocène au Miocène. Un *E. stellifera*, du Lutétien (coll. Muséum, Paléont.), présente, dans la partie proximale du pétale IV, une triade bien reconnaissable dans la colonne de gauche b : la 7e plaque (comptée à partir de l'ocellaire) a une suture perradiale très accusée, elle représente l'assule médiane du groupement des trois plaques 6-7-8 (fig. 24).

Dans la colonne de droite a, une apparence de triade se montre au niveau de la plaque 18, qui en constituerait l'assule médiane. Mais celle-ci

Source : MNHN, Paris

présente une anomalie : l'intervalle entre les paires de pores est ici un peu plus grand qu'au voisinage, il y a deux rangées transversales de tubercules au lieu d'une sur la hauteur de la plaque, et un pore simple, rond, s'ouvre à mi-chemin des zygopores voisins. Il s'agit donc d'une plaque double, mais l'état de conservation ne permet pas de distinguer de ligne de suture à travers elle. Cela est aussi confirmé par l'architecture générale de l'ambulacre : les plaques des colonnes a et b alternent, avec un décalage régulier égal à la moitié d'une assule. Au contact de l'ocellaire, on voit la plaque 1a plus développée que 1b, donc en contact avec 1b et 2b ; de même 2a avec 2b et 3b. Sur toute l'étendue de l'ambulacre le même décalage doit se retrouver : ainsi 18a coïncide avec 18b et 19b, mais la 19e plaque de la zone a se trouve en regard de 20b et 21b, au lieu de 19b et 20b, ce qui est anormal ; si on la note 20a, la disposition régulière est rétablie. La triade correspond donc aux assules 17 et 18-19.

Si on compare les deux colonnes de l'ambulacre, on constate que le nombre de plaques qui sépare les triades gauche et droite correspond à ce que laisserait prévoir une telle disposition : c'est un multiple de trois. La suture de la colonne a en regard de la triade de la colonne b est entre les plaques 7 et 8. Si on suppose une structure trisociée en deçà de la triade (17-18-19), on doit trouver un nombre de plaques multiple de trois entre cette triade et la suture 7-8. Effectivement il y a place pour trois triades : (8, 9, 10) ; (11, 12, 13) ; (14, 15, 16).

Les autres pétales du même individu, presque tous encroûtés par la gangue, ne montrent pas de particularités intéressantes. Rien de semblable n'a été trouvé chez d'autres échantillons de la même espèce, mais chez la forme voisine *E. blaviensis*, un exemplaire du Lutétien de Blaye (Gironde) (coll. Muséum, Paléont., Peron) présente un indice de plaques trisociées dans l'ambulacre impair au voisinage de l'apex.

E. affinis, du Lutétien supérieur, a des plaques trisociées chez un exemplaire d'Issel-les-Bruxelles mesurant 10 mm (coll. Lambert n° 780), sur les pétales II et IV.

Au Miocène un *E. scutiformis* (coll. d'Orbigny n° 8996), de provenance inconnue, présente une suture en larges zigzags à travers ses pétales III et IV (fig. 25).

Un autre spécimen de la même espèce (coll. J.R.), provenant de Saint-Restitut (Drôme), offre des structures analogues dans la partie proximale de ses ambulacres I, II et V, les seuls à montrer les sutures des plaques. On a reconnu la présence de triades nettes, constituées par les assules suivantes comptées à partir de l'apex :

Ambulacre	Colonne	Assule n°
I	a	4, 5, 6
	b	6, 7, 8
II	a	5, 6, 7
	b	7, 8, 9
V	a	—
	b	10, 11, 12 (?)

Un *E. angulata* de la même provenance (coll. Muséum, Paléont.) présente au voisinage de l'apex des indices de plaques trisociées.

Source : MNHN, Paris

Quelques remarques s'imposent à la suite des observations précédentes. La structure trisociée des plaques ambulacraires apparaît comme un caractère hérité de la précoce ontogénie : elle intéresse la quasi-totalité de la région pétaloïde chez les jeunes d'espèces peu évoluées (*E. silensis*) ou les individus encore plus jeunes d'espèces qui le sont davantage (*E. cf. anceps*) ; seulement la partie proximale de cette région chez des individus plus âgés (*E. anceps*).

En effet si on compare le degré de développement sur les pétales de la structure trisociée dans deux espèces contemporaines, mais non apparentées, pouvant atteindre à l'état adulte des tailles voisines, *E. silensis* et *E. anceps*, on constate que à une longueur à peu près équivalente (15,8 mm et 14,2 mm respectivement) le caractère étudié est beaucoup plus marqué chez la première. *E. silensis* apparaît donc comme moins évolué que *E. anceps*. D'autres critères conduisent à la même conclusion.

Les faits réclament une explication en rapport avec le mécanisme de la construction de la thèque. On note, particulièrement, chez le jeune avancé la présence de triades seulement au voisinage de l'apex (*E. anceps*), chez les adultes l'existence de triades dans la partie proximale du pétale et aussi dans la partie moyenne (*E. stelliſera*).

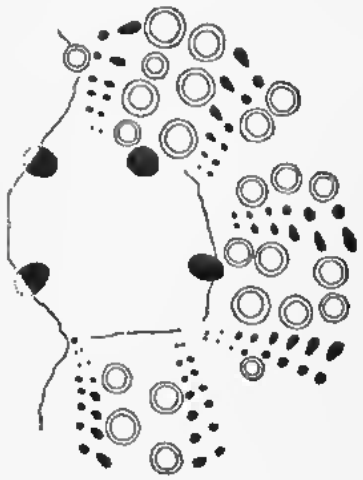


FIG. 26. — *E. calvimontana*, Lutétien, Cuts (Oise) (coll. Muséum, Paléont.). — Appareil apical (pores madréporiques omis) (x 15).

Selon la loi des stades de développement localisés proposée par JACKSON (1912, p. 232), au cours du développement de son ambulacre, chaque type d'Echinide passerait par une série de stades comparables aux adultes des types plus simples qui l'ont précédé. Chacun de ces stades se trouverait inscrit sur l'ambulacre, les plus simples au voisinage du péristome, les plus évolués dans la zone moyenne de la corona, les plaques de la zone génératrice conservant des caractères juvéniles en raison de leur apparition récente.

Cette loi intéressante, notamment en ce qui concerne les Echinides Réguliers et les Oursins paléozoïques, ne s'applique pas aux Cassidu-

Source : MNHN, Paris

loïdes, comme l'a montré Hawkins (1920a, p. 469). En effet les plaques trisociées proches du péristome (phyllode) apparaissent comme plus évoluées que les plaques plus hautes de la région intermédiaire.

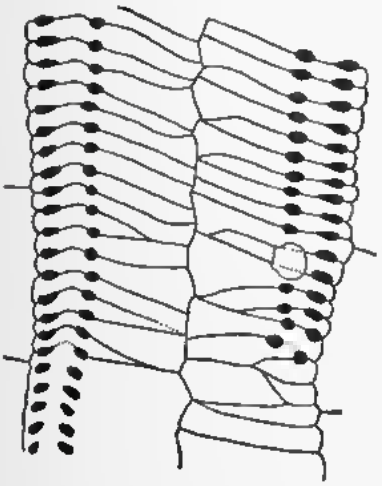
On peut retenir cependant que les plaques de la zone génératrice sont de caractère juvénile. A ce titre elles conservent la structure trisociée qui à l'origine intéresse l'ambulacre dans son ensemble, puis se limite à la seule région pétaloïde, ensuite á la partie proximale de celle-ci, enfin à la zone génératrice.

La région du phyllode, aux plaques trisociécs, misc à part, car elle obéit à une différenciation spéciale, il semble que la formation des plaques a lieu de la façon suivante : à l'origine toutes trisociées (*Conolampas sigsbei* à 12,7 mm), elles commencent à se transformer au-dessous de l'extrémité distale des pétales (*E. silensis* dans le radius III), elles perdent alors leur disposition en triades et deviennent les plaques relativement hautes de la région intermédiaire de l'ambulacre. Puis la transformation se produit de plus en plus précocement : à l'extrémité du pétale, au nivcau de la plus longue des deux zones porifères, puis en deçà de l'extrémité du pétale, les plaques conservant la forme basse, caractéristique de cette région (*E. silensis*, pétales pairs d'*E. cf. anceps* 9,8 mm), ensuite au nivcau de la zone moyenne (*E. anceps* 14,2 mm), enfin dans la zone génératrice.

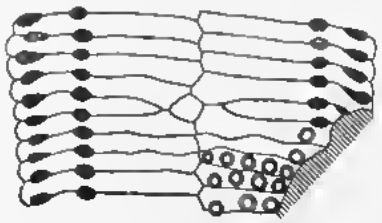
TABLEAU II

		Stade éphébique				Stade adulte
		E. (C.) sigsbei 12,7 mm	*E. silensis* 15,8 mm	*E. cf. anceps* 9,8 mm	*E. anceps* 14,2 mm	*E. rangi*
Région des pétales	Zone génératrice	+ + +

La présence chez *E. stellifera* d'une structure trisociée au voisinage de l'apex s'explique aisément, mais reste une anomalie. Le fait qu'elle se retrouve dans la région moyenne du pétale le confirme, de même que son apparition épisodique chez d'autres espèces. Cependant cette anomalie correspond manifestement à la réapparition de caractères ancestraux. A cet égard il est intéressant de noter que *E. scutiformis* miocène semble être une forme relativement peu évoluée.



27



28

Fig. 27. — *E. delorenzoi*, exemplaire de la fig. 5. — Ambulacre II, extrémité distale de la région pétaloïde (x 5).

Fig. 28. — *E. delorenzoi*, exemplaire de la fig. 5. — Ambulacre V, partie moyenne de la région pétaloïde (x 5).

On a admis plus haut que, dans les pétales, la trisociation des plaques pouvait représenter un caractère ancestral. De fait la même structure existe à l'état normal chez le genre tertiaire *Amblypygus*, naguère placé parmi les Cassiduloïdes (Echinobrissidés) (Mortensen 1948b), aujourd'hui reporté parmi les Holectypoïdes (Echinonéidés), ainsi que chez *Echinoneus* encore vivant. Cela a permis à Hawkins (1920b, p. 400) d'admettre que *Echinolampas* serait issu d'un ancêtre Echinonéide ou Holectypoïde tardif. Cependant pour Durham et Melville (1957), il n'y aurait sans doute pas filiation directe.

D) AUTRES ANOMALIES DES PÉTALES

A propos de la trisociation des plaques, il convient de signaler quelques anomalies relatives à leur disposition dans la région des pétales. Il arrive que toutes les assules d'un pétale soient disposées obliquement par rapport à la suture perradiale de l'ambulacre au lieu de l'être perpendiculairement. Cette structure a été trouvée dans les pétales pairs d'un *E. cf. lycopersica* (coll. Muséum Paléont.) et surtout dans le pétale II d'un *E. delorenzoi* d'El Hélianié (coll. Dubertret) (fig. 27). Elle ne semble

Source : MNHN, Paris

pas pouvoir être attribuée à une déformation *post-mortem* et s'accompagne d'autres anomalies. Les deux exemplaires en question présentent un certain désordre dans l'arrangement de leurs plaques, avec formation de plaques cunéiformes.

E. delorenzoi offre la plus grande variété. On observe les différentes sortes de plaques suivantes :

— Plaques normales, groupées par deux, dont la suture transversale a disparu (dans les zones Va et Ia) ;

— Plaques dont la suture perradiale s'étend en regard de deux ou trois plaques de la zone adjacente, d'où une forme triangulaire (dans les zones Ia, Ib, IIa, IIb, Vb) (fig. 27) ;

— Plaques au contraire oblitérées du côté perradial : elles n'atteignent plus la suture perradiale qu'en un seul point ou ne l'atteignent plus du tout, prenant une forme de coin ; ce sont des demi-plaques externes (Mencier 1932, p. 41) ;

— Plaque séparée de sa partie interne par les plaques adjacentes, accompagnée de plaques qui n'alternent pas d'une colonne à l'autre, les sutures étant à peu près en regard l'une de l'autre (dans les zones Va et Vb) (fig. 28).

Chez *E. cf. lycopersica* on retrouve les mêmes structures à l'extrémité des pétales latéraux, mais à un degré de développement moindre.

Bien que très irrégulières, de telles dispositions de plaques font penser à des triades et rappellent par exemple *Pygaster semisulcatus* (Hawkins 1920a, pl. 65, fig. 3), bien éloigné pourtant du genre *Echinolampas* au point de vue systématique. Naguère considéré comme un Holectypoïde (Mortensen 1948b), Durham et Melville (1957) le placent aujourd'hui dans le super-ordre *Diadematacea*, aux côtés des Diadématidés notamment. Il est intéressant de signaler que Hawkins (1920b, p. 400) envisageait précisément un ancêtre *Pygaster* à l'origine des Holectypoïdes et des Cassiduloïdes.

Au chapitre des anomalies concernant la région pétaloïde des ambulacres, sans entrer dans des détails qui seraient hors de propos ici, on doit mentionner la fréquence des interruptions dans les zones porifères, avec suppression de une ou plusieurs paires de pores. On en a vu plus haut un exemple chez un *E. stellifera* (fig. 24), dans lequel une paire de pores seulement est remplacée dans l'une des zones porifères par un pore simple. D'autres spécimens de la même espèce, provenant de Blaye (carrière de la Citadelle) (coll. J. R.) montrent des anomalies semblables, mais plus développées. L'un d'entre eux présente, dans la partie proximale de tous ses ambulacres, à peu près au niveau des zygopores 10 ou 11 (comptés à partir de l'apex), la même interruption des zones porifères. Ainsi tous les pores produits à un moment donné de la croissance, au niveau des zones placogènes des occllaires, ont subi la même altération. Sans vouloir proposer une explication, on notera cependant qu'une telle anomalie semble relever d'un déterminisme interne, lui-même pouvant d'ailleurs être en rapport avec des causes externes (conditions de milieu particulières par exemple), comme l'a envisagé Koehler (1924, p. 168).

Source : MNHN, Paris

E) DIFFÉRENCIATION DU PÉTALE IMPAIR

Le pétale III a une position particulière en raison de la symétrie bilatérale. A l'origine on peut concevoir théoriquement un *Echinolampas* au contour à peu près circulaire, avec tous ses pétales à peu près semblables. *E. delorenzoi* par exemple peut donner une idée d'une forme semblable. Cependant on doit s'attendre à trouver, dans l'ambulacre impair, une différenciation en rapport avec la direction du déplacement de l'animal. On sait que, dans les pétales pairs, les zones porifères les plus proches de l'axe antéro-postérieur sont les plus courtes. On a vu plus haut quelle explication donner à la dissymétrie touchant le pétale impair.

Cependant beaucoup d'espèces manifestent une tendance à avoir un ambulacre III moins développé. En effet dans sa région pétaloïde ce dernier est souvent plus court que les pétales pairs. Il en est ainsi chez les espèces du Sénégal, et chez *E. crameri* et *E. goujoni* notamment. Chez les Cassiduloïdes cette tendance parvient à son maximum avec le genre *Pseudopygaulus*, dans lequel la région pétaloïde n'existe plus dans l'ambulacre III : les plaques ambulacraires comportent chacune un seul pore simple (comme dans la région intermédiaire des *Echinolampas*). Est-il besoin de rappeler qu'elle se manifeste aussi à un haut degré chez les Spatangoïdes ? (Voir par exemple *Spatangus*).

F) REMARQUES GÉNÉRALES

A la suite de cette étude de la région pétaloïde de l'ambulacre, quelques questions se présentent, qui demandent des réponses. Les pétales offrent les plus larges variations suivant les espèces : ils sont longs et à peu près droits, atteignent l'ambitus, ou bien courts et limités à la partie supérieure de la face apicale ; ils sont largement ouverts à leur extrémité distale ou bien ont tendance à se fermer ; leurs branches sont de longueurs peu différentes ou très inégales ; ils sont presque tous semblables ou nettement différenciés.

Comme les podia de la face apicale sont consacrés à des fonctions respiratoires et différenciés dans ce but, les diverses modalités des pétales doivent correspondre à autant de manières d'assurer celles-ci. On conçoit que les fonctions respiratoires soient d'autant mieux remplies qu'il existe un plus grand nombre de podia branchiaux différenciés dans ce but. D'ailleurs Termier et Termier (1947, p. 78-79) indiquent qu'il existe une évolution générale du « pneumosquelette » vers l'augmentation de la surface respiratoire.

Les zones porifères sont donc développées dans l'ambulacre sur toute l'étendue qui se trouve au-dessus de l'ambitus. Ce dernier est placé très bas, la face inférieure ou orale très plane étant raccordée avec la face apicale par un bord à très petit rayon de courbure. La forme de l'oursin peut être comparée à une demi-sphère ou à un cône par exemple. Les pétales tous identiques sont rectilignes, largement ouverts à leur extré-

Source : MNHN, Paris

mité distale, avec leurs branches sensiblement égales. Ce cas est réalisé chez les représentants de la section *Palaeolampas*, notamment chez *E. fraasi*, de l'Eocène moyen. On peut admettre que de telles espèces, à face orale plane, vivaient sur un fond dur. Hawkins (1943) admet que chez ses Nucleolitidés, les formes à séparation tranchée entre les faces apicale et orale et aux pétales très développés avaient tendance à mener une vie relativement active sur des surfaces planes, habituellement de sable.

Cependant on connaît le phototropisme négatif des oursins. Il semble que l'enfouissement réalise une des réponses possibles à cette nécessité biologique (Termier et Termier 1952a, p. 136). Il s'accompagne d'un mode de vie plus sédentaire. Ces deux tendances sont considérées comme de caractère assez général chez les Echinides (Tenmier et Termier 1947, p. 266 ; Devriès 1960a, p. 178). Elles se manifestent au plus haut degré chez les Clypéastres et les Spatangues, mais sont aussi très développées chez les Cassiduloïdes (Kier 1962, p. 10, dpl. 4).

Le même auteur (1962, p. 21) admet, avec vraisemblance, que ces derniers ne peuvent vivre enfouis que jusqu'à l'extrémité inférieure de leurs pétales. On s'explique donc la tendance au raccourcissement de ceux-ci, chez les espèces plus évoluées, vivant à demi enfouies dans le sédiment. En même temps la thèque prend une forme plus globuleuse avec l'ambitus placé plus haut. Il peut en résulter une diminution de la surface d'échange respiratoire, compatible en une certaine mesure avec une vie plus sédentaire. Cependant la tendance inverse à la multiplication du nombre des pores subsiste. Il s'ensuit leur disposition en zones porifères arquées, constituant des pétales lancéolés presque fermés. Ainsi un plus grand nombre de zygopores peut s'ouvrir sur une même distance linéaire (Fischer 1952, p. 698). *E. anceps*, de l'Eocène moyen du Sénégal, en offre un exemple. De même, Cuénot (1948, p. 191) remarque que les pétales sont ouverts chez les plus anciens Clypéastres, puis ils se ferment, les deux branches se rejoignant. A propos d'un cas tératologique, la formation accidentelle d'un pétale chez *Echinocorys*, Lambert (1903, p. 24) fait allusion à « une tendance inhérente à tous les *Atelostomata* vers la disposition pétaloïde d'une partie de l'organe ambulacraire ». Dans le genre *Heteraster*, Devriès (1960a, p. 75) a noté que les ambulacres postérieurs ont parfois tendance à se fermer et que cette disposition est beaucoup plus fréquente chez les espèces les plus récentes.

La disposition lancéolée des pétales semble offrir au point de vue physiologique un avantage autre que celui d'une multiplication des pores. On sait que les courants d'eau entretenus par les cils qui garnissent l'épiderme et la base des radioles jouent un rôle important dans la respiration. Chez un Oursin tel que *Spatangus purpureus*, les courants ciliaires s'écoulent vers le bas le long de l'axe de chaque ambulacre et latéralement entre les podia (Nichols 1959b, p. 392). Ceux-ci convergent adapicalement, comme chez beaucoup d'Echinides Irréguliers. Le processus est sans doute le même chez les Echinolampes, où une disposition des paires de pores (et donc des podia) plus oblique par rapport à l'axe du pétale facilite l'écoulement des courants ciliaires amenant l'eau chargée d'oxygène. Il est intéressant de signaler le fait inverse chez *Echinocorys*. Dans une espèce de ce genre, Stephenson (1963, p. 469) a reconnu que

Source : MNHN, Paris

les paires de pores des podia respiratoires convergent adoralement et les courants ciliaires s'écouleraient de l'extérieur vers l'intérieur des ambulacres, avant de suivre l'axe de ceux-ci.

La question de la réduction du pétale impair et des branches internes des pétales pairs sera examinée plus loin. Quant à la saillie des pétales, il en a déjà été question. Elle paraît être de caractère adaptatif,

Résumé. — Le terme d'ambulacre pétaloïde est à nouveau défini. La différence de longueur entre les zones porifères d'un pétale remonte à un stade précoce de l'ontogénie. Elle est assez variable à l'intérieur d'une espèce. C'est un caractère spécifique utilisable Il y a aussi une variation, encore inexpliquée, selon le côté droit ou gauche de chaque individu.

La courbure des zones porifères a pour résultat l'apparition, à l'extrémité des pétales, de demi-plaques internes. Celles-ci seraient la trace d'un stade intermédiaire entre les Echinonéidés et les Echinolampadidés. L'asymétrie du pétale impair, dont la zone porifère de droite est généralement plus longue, s'explique par l'existence du plan primordial de von Ubisch.

Chez le très jeune Echinolampe, les plaques ambulacraires des pétales sont trisoclées. Cette structure intéresse toute la région pétaloïde chez les jeunes d'espèces peu évoluées, seulement la partie proximale chez les individus plus âgés. Elle existe à titre d'anomalie chez certaines espèces. Présente chez des holectypoïdes, elle est considérée ici comme la réapparition d'un caractère ancestral. Certaines dispositions irrégulières des plaques des pétales rappellent le genre *Pygaster*.

Les interruptions survenant dans les zones porifères, anomalies fréquentes, semblent relever d'un déterminisme interne.

Le pétale impair manifeste une tendance à se différencier. L'existence de pétales lancéolés, relativement courts, est interprétée comme le résultat d'un compromis entre deux tendances générales des Echinides : la tendance à un mode de vie sédentaire, à demi enfoui (phototropisme négatif) et la tendance à l'augmentation de la surface d'échange respiratoire. La forme lancéolée des pétales facilite l'écoulement des courants ciliaires à leur surface.

VI. — RÉGION DES PHYLLODES

A) HISTORIQUE

Si la structure particulière désignée sous le nom de phyllodes est connue depuis fort longtemps (Desor 1858, p. xt), l'importance qu'elle revêt ne lui a pas toujours été reconnue et les divers auteurs l'ont comprise de façons différentes. Desor en effet les définit de manière un peu vague comme étant chez ses Cassidulides les « cinq élargissements correspondant aux ambulacres... séparés par des bourrelets correspondant aux aires interambulacraires. » Plus loin, dans le même ouvrage (1858, p. 247), les détails donnés ne font qu'ajouter de la confusion. Il n'empêche que des précisions ont été apportées autrefois sur cette structure.

Sur la figure d'*E. gigantea*, Pavay (1871, pl. X, fig. 10) indique schématiquement la disposition des pores dans les phyllodes. Mais de plus il donne (pl. X, fig. 12) une coupe idéale à travers la thèque, montrant la structure de ceux-ci.

En avance sur son époque, encore que Lovén (1874) ait ouvert la voie, Quenstedt (1875) étudie minutieusement la structure du phyllode chez plusieurs espèces. Il reconnaît que les pores y sont disposés sur plusieurs colonnes : quatre chez un *E. affinis* de Damery (= *E. calvimontana*),

Source : MNHN, Paris

six chez *E. kleini*. Il examine l'aspect interne de l'ambulacre dans la région du phyllode (chez *E. kleini*) et y trouve seulement deux colonnes de pores en tout (QUENSTEDT 1875, pl. 80, fig. 15a). Mais il considérait chaque pore simple comme étant en réalité un pore double, ainsi qu'en témoignent certaines figures (pl. 80, fig. 8 x, 11 x). Il a donc sans doute interprété les pores de chaque colonne à la face interne comme appartenant à des paires de pores. On arrive donc à un total de quatre colonnes de pores simples. Il indique le nombre de pores dans les colonnes internes : trois à quatre chez *E. polita* (on en compte environ cinq chez le type de Lamarck), six chez *E. kleini*. (Voir la fig. 75).

A propos de son *E. mediana*, il note que les colonnes de pores médianes (c'est-à-dire comprises entre les colonnes externes et internes) manquent dans les phyllodes ; ceux-ci comme chez *E. polita* se présentent alors sous l'apect de « bigemini », au lieu de « trigemini » (chez *E. kleini*), c'est-à-dire que les pores sont disposés sur deux colonnes au lieu de trois colonnes par demi-ambulacre (il y a en tout quatre ou six colonnes de pores dans chaque phyllode).

Sur un prétendu *E. similis*, de Vérone, QUENSTEDT (1875, pl. 80, fig. 18 x) reconnaît dans le phyllode l'existence de demi-plaques internes alternant régulièrement avec deux plaques plus longues, occupant toute la largeur de chaque demi-ambulacre. On peut très bien le constater sur son dessin, qui semble assez exact. Chez *E. kleini*, QUENSTEDT note l'existence des fossettes servant à loger les sphérides, fossettes où il imagine que s'ouvrent de fins pores.

Malgré ces vues de précurseur, les études concernant le phyllode n'ont pas été poursuivies aussitôt. Certains auteurs ont donné de temps à autre des dessins de phyllodes, mais bien souvent erronés. Ainsi pour ceux donnés par COTTEAU (1889-1894), où les pores sont toujours représentés comme doubles. On en trouve notamment chez DUNCAN et SLADEN (1882-1886), A. AGASSIZ (1904), STEFANINI (1907), CLARK et TWITCHELL (1915), MINIGLIANO (1938). Cependant LAMBERT (1906a, p. 29 et 30 ; LAMBERT et THIÉRY 1909-1925, p. 30) ne semble pas avoir eu une exacte notion du phyllode.

STEFANINI (1907, p. 358) en donne une description plus précise. Il estime que, à la face interne de la thèque, les pores simples peuvent apparaître disposés en lignes simples et sans aucun dédoublement (donc sur seulement deux colonnes). Ainsi comme LAMBERT (1906a), il fait allusion à un soi-disant dédoublement des pores dans le phyllode. L'expression est regrettable et erronée, car il n'y a qu'une apparence de dédoublement des pores à ce niveau de l'ambulacre ; en réalité les pores restent simples et au nombre d'un seul par assule (au moins en première approximation). HAWKINS (1911) le premier indique clairement ce qu'il faut entendre par le terme de phyllode et en entreprend l'étude approfondie chez divers genres. Il définit un hypophyllode (1911, p. 260), comme étant une disposition de la partie adorale des ambulacres, dans laquelle les plaques ont la vraie structure de phyllode, mais dans laquelle les ambulacres ne sont ni élargis, ni déprimés.

MORTENSEN (1948b) reconnaît une valeur moins grande à la structure du phyllode et critique sévèrement les conclusions phylogéniques que HAWKINS a voulu tirer de son étude. TESSIER (1952) donne les figures

Source : MNHN, Paris

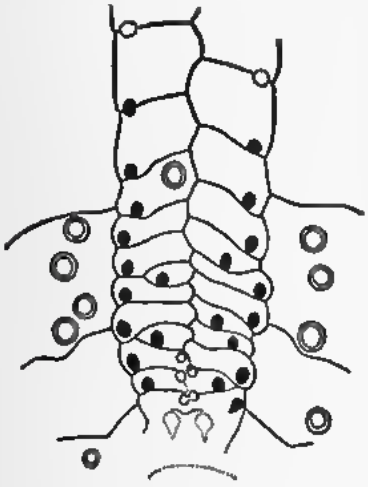
schématiques du phyllode chez trois espèces fossiles et utilise ses caractères dans la distinction de celles-ci. Enfin KIER (1957, 1962) attache une importance de premier ordre à la structure du phyllode.

B) STRUCTURE GÉNÉRALE DU PHYLLODE

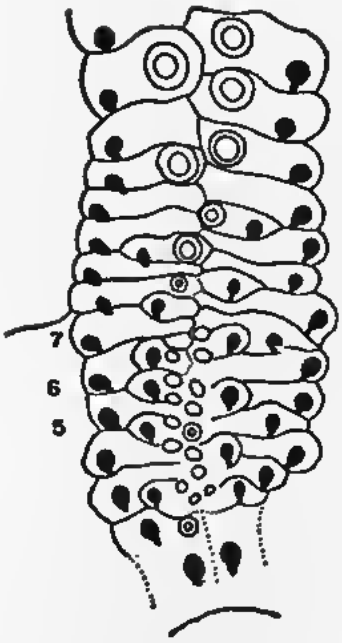
Bien que le terme de phyllode ait été défini plus haut (chapitre « Aires ambulacraires »), il convient d'entrer dans un peu plus de détails à ce sujet.

DISPOSITION DES PLAQUES

Le phyllode est constitué, dans chaque zone ambulacraire, par deux colonnes de plaques alternant normalement selon une ligne de suture en zigzag, en sorte que le long d'un même méridien la suture transversale entre deux plaques d'une colonne coïncide avec le grand axe de la plaque correspondante de l'autre colonne (fig. 29 et 30).



29



30

FIG. 29. — *E. beaumonti*, Priabonien (?), Vicentin (coll. Ecole des Mines) ; holotype, original du moule de Neuchâtel n° S 16. — Ambulacre III, phyllode (x 10).

FIG. 30. — *E. barcinensis*, exemplaire de la fig. 7. — Ambulacre I, phyllode (x 10). (Les pores phyllodéens 5, 6, 7, sont représentés à la fig. 47).

Le phyllode débute contre le péristome par deux plaques dites péristomiennes, qui le bordent, l'une étant nécessairement plus haute que l'autre. La plaque la plus haute est respectivement dans chacun des cinq

Source : MNHN, Paris

ambulacres la plaque I a, II a, III b, IV a, V b, comme l'a montré Lovén (1874) (voir p. 36). Chacune des plaques précédentes est bipore, et pourrait résulter de la fusion des deux premières plaques de la colonne selon Lovén (1874). Cette opinion a été récemment appuyée par des faits (Jesionek-Szymanska 1963, p. 307). Jackson (1912, p. 56) préférait voir là un cas particulier, exceptionnel, dans lequel il existe deux podia pour une seule plaque. Kier (1962) appelle pores buccaux les deux pores ambulacraires les plus proches du péristome.

Chez *Echinocardium*, Gordon (1926b, p. 269) désigne différemment sous le nom de podia buccaux les podia voisins du péristome, qui passent à travers de grands pores simples entourés par des péripodes, sans les restreindre aux deux seuls plus proches du péristome.

On sait que les plaques ambulacraires, issues des ocellaires, sont repoussées vers la face adorale au fur et à mesure de la croissance. Les plaques les premières formées sont les péristomiennes. Il s'ensuit que la colonne de plaques qui débute par la péristomienne bipore, par exemple la colonne I a dans l'exemple de la figure 30, est en retard sur l'autre colonne, soit I b, dans leur mouvement mutuel vers le péristome ; en d'autres termes les plaques qui la constituent sont plus éloignées du péristome. Puisqu'elles sont situées en arrière des plaques de la colonne I b (de la valeur de une demi-plaque), en numérotant 1 les péristomiennes, la douzième plaque de I b, par exemple, est en avant de la douzième plaque de I a de la valeur de une demi-plaque.

Chez *Echinolampas* comme chez les autres Cassiduloïdes, les pores ambulacraires ont tendance à se disposer sur trois colonnes au voisinage du péristome ; ils adoptent une disposition trisériée (Hawkins 1911). On ne peut les qualifier de trigéminés, par analogie avec les Echinides Réguliers, puisqu'il s'agit de pores simples et non de paires de pores. Les plaques correspondantes se groupent donc par séries de trois ou triades. En réalité ce sont des groupes-triades (« triad-groups » de Hawkins 1920a, p. 469) et non de vraies triades, puisqu'il n'y a pas formation de plaques composées. On pourrait les dire aussi trisociées par analogie avec les plaques composées des Réguliers, s'il y avait réellement fusion entre les plaques.

Suivant Hawkins (1910, 1911), chaque triade se compose de trois plaques désignées par *a*, *c*, *b*, en allant de la partie adorale vers la partie adapicale d'un ambulacre (fig. 31). Cette terminologie, d'abord proposée pour les Holectypoïdes (Hawkins 1910) a été étendue par la suite aux Cassiduloïdes. Chez les premiers la plaque *a* reste toujours primaire, e est la plus réduite et *b* demeure à un état intermédiaire. Ici la plaque *a* présente le pore le plus interne, le plus proche de la suture perradiale, et, la première, elle devient réduite transversalement, en sorte qu'elle n'atteint souvent plus la suture adradiale et finit en biseau de ce côté entre les plaques qui l'encadrent. Elle présente les caractères d'une demi-plaque interne dans une plaque composée (Stefanini 1907, p. 357 ; Mercier 1932, p. 44) ou plaque occluse (« occluded plate ») selon Hawkins (1920a, p. 396).

La plaque *c* chez les Holectypoïdes porte la paire de pores la plus externe, très proche de la suture adradiale. Lorsqu'il y a trois colonnes de pores, c'est elle qui fournit le pore en position intermédiaire (sur la

Source : MNHN, Paris

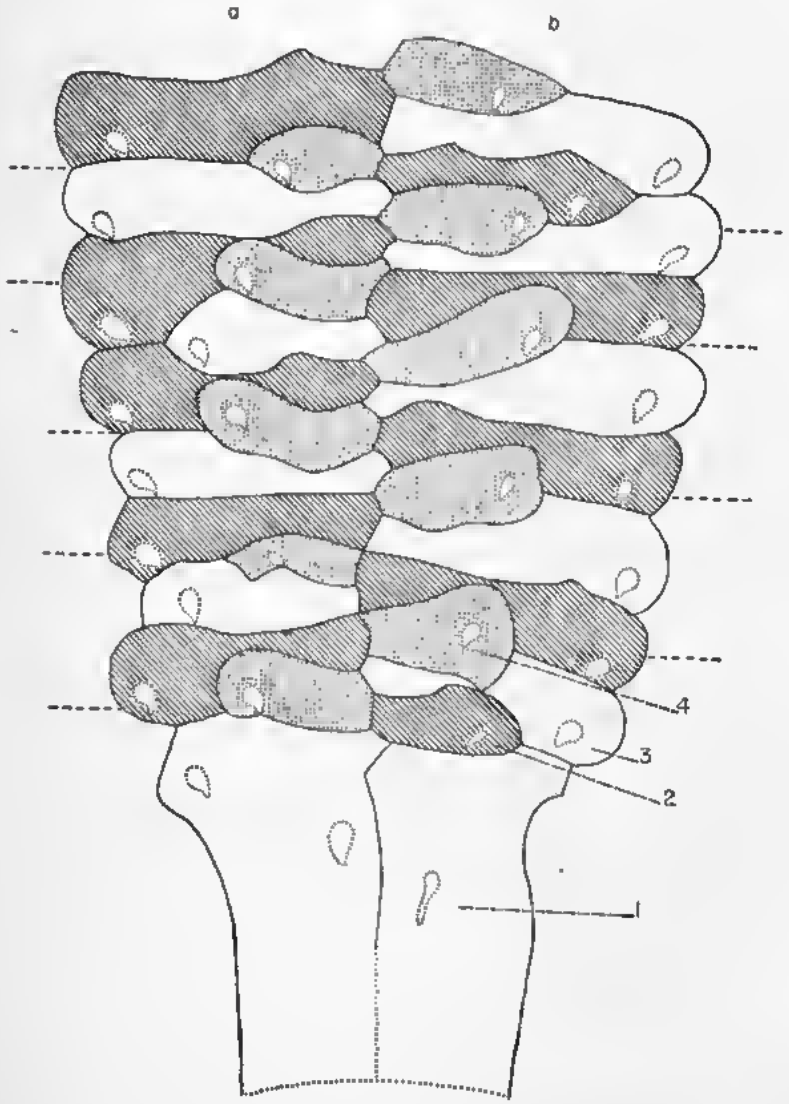


FIG. 31. — *E. cf. lycopersica*, exemplaire de la fig. 15. — Ambulacre IV, phyllode (l'aspect du pore buccal de b résulte de l'usure de la thèque) (x 20). (Les plaques *a* de Hawkins sont pointillées, les plaques *b* sont laissées en blanc, les plaques *c* sont hachurées).

figure 31 voir la cinquième triade dans le demi-ambulacre de droite IV b). Elle est parfois réduite du côté interne (perradial).

Sur la plaque *b* la paire de pores des Holectypoïdes occupe une position intermédiaire entre celles de *a* et *c*. Ici le pore simple garde la position la plus externe, quand il y a trois colonnes. La plaque *b* reste généralement la moins modifiée.

Source : MNHN, Paris

On peut considérer aussi dans chaque colonne non plus les plaques isolément, mais les triades, et examiner comment elles sont disposées par rapport à celles de la colonne correspondante du même ambulacre.

Dans une colonne débutant par une péristomienne unipore, soit la colonne de droite, IVb, dans l'exemple choisi (fig. 31), la première plaque *a* bien caractérisée (suivie des plaques *c* et *b*) est la quatrième, la péristomienne étant numérotée 1. Il y a donc deux plaques entre elle et la péristomienne. Ces deux plaques ajoutées à la péristomienne peuvent être considérées comme formant une première triade.

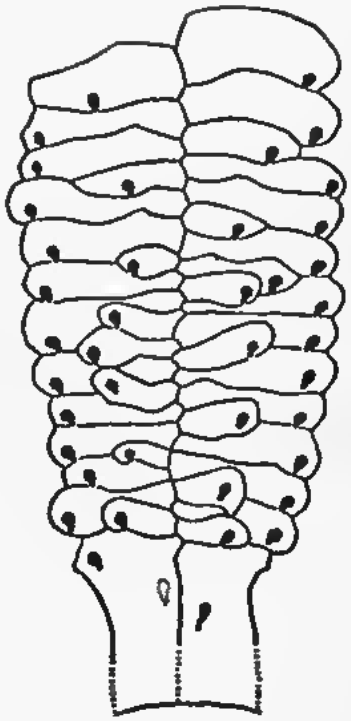


Fig. 32. — *E. cf. lycopersica*, fig. 31 réduite (x 10).

Dans une colonne commençant par une péristomienne bipore, soit la colonne de gauche, IVa, la première plaque *a* reconnaissable se trouve contre la péristomienne. Celle-ci à elle seule ne compte que deux pores et constitue une triade incomplète.

Il est intéressant de comparer cette disposition à celle d'un très jeune Echinide Régulier, *Echinus miliaris* (Gordon 1926a, p. 290, fig. 21-27), aux plaques précisément groupées en triades (ou trisociées) chez l'adulte. A un stade précoce, à 1,3 mm de diamètre, les colonnes de la première série débutent par deux plaques et celles de la deuxième série pas trois plaques, toutes ces plaques étant encore des primaires. On retrouve donc la structure décrite chez *Echinolampas*.

On constate que suivant la ligne perradiale les plaques de même nom (*a*, *c* ou *b*), appartenant à l'une et l'autre colonne, ne se trouvent jamais

Source : MNHN, Paris

en contact. Chaque triade appartenant à une des deux colonnes est décalée par rapport à la triade correspondante de l'autre colonne de la valeur de une plaque et demie.

A l'examen de la figure 32 on remarque une certaine irrégularité dans la disposition des plaques. Or celles-ci ne sont devenues apparentes que grâce à un état d'usure particulier, faisant apparaître leurs sutures distinctement. On est donc conduit à se demander si la forme des plaques ne dépend pas en partie du degré d'usure de la thèque. Il en est manifestement ainsi comme le signale HAWKINS (1911, p. 258) et divers faits le mettent en évidence.

CORRESPONDANCE ENTRE LES PLAQUES DE LA FACE EXTERNE ET DE LA FACE INTERNE DE LA THÈQUE

A. AGASSIZ (1904, pl. 65, fig. 5-6) a figuré la région du phyllode chez *Conolampas sigsbei* à la face externe et à la face interne ; sur cette dernière figure les limites des plaques sont indiquées. Elles atteignent un très haut point de complexité. Selon MORTENSEN (1948b, p. 304) cette figure ne saurait donner une représentation exacte de la structure du phyllode, parce que certaines demi-plaques internes ne présentent aucun pore, tandis que chaque péristomienne en possède plusieurs en une série verticale.

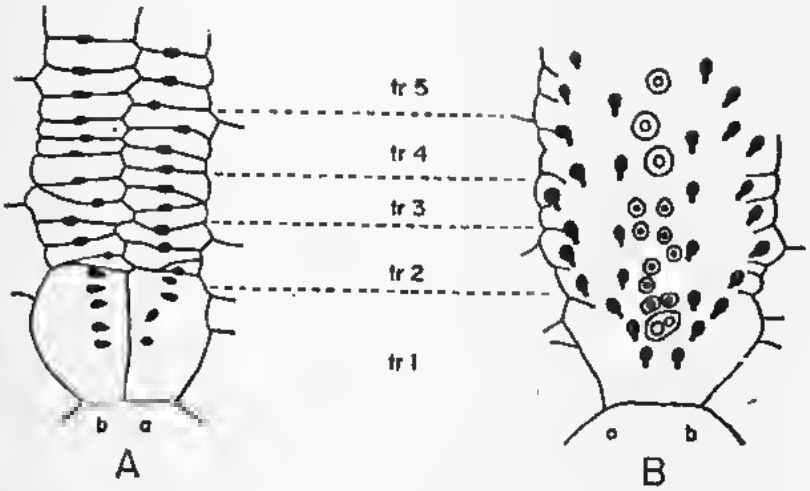


FIG. 33. — *E. depressa*, époque actuelle, Mer des Antilles (d'après A. AGASSIZ 1904). — Ambulacre III, phyllode (x 7,5 environ). A : vu par la face interne (d'après la fig. 2 de la pl. 65 : détail grossi deux fois et un quart, légèrement modifié) ; B : vu par la face externe (d'après la fig. 1 de la pl. 65, partiellement grossie une fois et demie, demi-schématique). (tr : triade).

Le même phénomène se produit chez *E. depressa*, mais à un degré bien moindre. A. AGASSIZ (1904, pl. 65, fig. 1-2) en a représenté de la même façon le phyllode à la face externe et à la face interne chez deux individus de tailles peu différentes (45 et 50 mm) (fig. 33). Ici on comprend facilement la correspondance entre les pores de part et d'autre de la thèque. A la face externe, bien que les sutures des plaques ne soient pas

Source : MNHN, Paris

visibles, les groupements en triades peuvent être immédiatement reconstitués. A la face interne dans le demi-ambulacre impair de gauche (IIIb) la disposition trisociée des plaques est reconnaïssable ; la colonne commence par une péristomienne bipore, portant ici cinq pores. Les deux proximaux sont les pores normaux d'une péristomienne bipore, les trois autres constituant la première triade. Dans le demi-ambulacre de droite (IIIa) l'arrangement trisocié est moins clair ; cependant la péristomienne présentant quatre pores, le premier est sans doute le pore buccal, qui forme la première triade avec les deux pores les plus voisins, tandis que le plus distal va avec les pores des deux premières plaques.

Quand on considère l'arrangement des plaques les choses semblent moins nettes. On retrouve pourtant une disposition trisociée. Les observations sont groupées dans le tableau III. (Suivre sur la fig. 33).

TABLEAU III

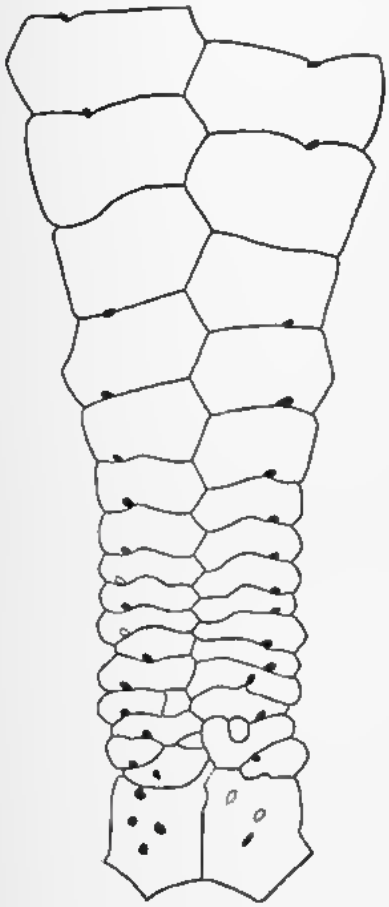
Demi-ambulacre de gauche, IIIb		Demi-ambulacre de droite, IIIa	
NOMBRE DE PORES			
— Face externe			
15		15 constituant 5 triades	
2 correspondant à la péristomienne			
12 constituant 4 triades			
1 faisant partie d'une triade incomplète			
— Face interne			
16 (*)		15 constituants 5 triades	
2 correspondant à la péristomienne			
12 constituant 4 triades			
2 faisant partie d'une triade incomplète			
NOMBRE DE PLAQUES			
— Face externe			
non visible		non visible	
— Face interne			
12		12	
1 à 5 pores, soit la péristomienne bipore =	2 pores	1 à 4 pores, soit la péristomienne, constituant avec 2 pores la 1re triade =	3 pores
+ 1 triade =	3 pores	+	1 pore
9 constituant 3 triades =	9 pores	11 constituant avec le pore précédent 4 triades =	11 pores
2 faisant partie d'une triade incomplète =	2 pores		
	16 pores		15 pores

(*) A la face interne le dessin du phyllode s'étend un peu plus loin sur le demi-ambulacre, d'où la présence d'un pore de plus.

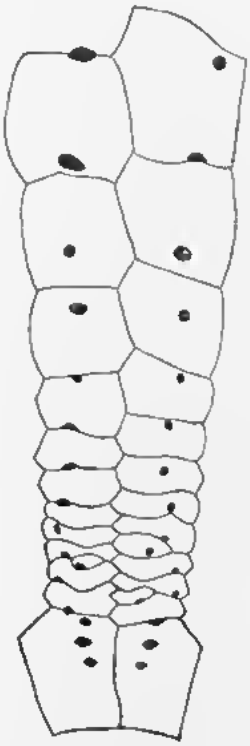
A l'examen de ces résultats, on constate que dans chaque demi-ambulacre, à seize ou quinze pores il correspond seulement douze plaques. Comme dans la colonne IIIb il existe toujours deux pores dans la péristomienne, l'équivalence s'établit finalement partout à 15 pores-12 plaques. Il manque donc trois plaques à la face interne de la thèque. Les mêmes faits se retrouvent chez les *Echinolampas* fossiles.

Source : MNHN, Paris

Un *E. burdigalensis* de Couquèques (Gironde) (coll. J. R.), très érodé à la face inférieure, plus de la moitié de l'épaisseur de la thèque ayant disparu, montre dans son ambulacre II un phyllode à la structure confuse (fig. 34 et pl. V, fig. 4). Chaque péristomienne comporte plusieurs pores, respectivement 4 et 3 dans IIa et IIb, et on parvient difficilement à retrouver le groupement des plaques en triades. Il y a aussi deux plaques très réduites et dépourvues de pores rappelant l'architecture très complexe de *Conolampas sigsbei*.



34



35

Fig. 34. — *E. burdigalensis*, Lutétien, Couquèques (Gironde) (coll. J. R.). — Ambulacre II, phyllode et région intermédiaire (thèque assez érodée) (x 10).

Fig. 35. — *E. dollfusi*, Lutétien, Saillancourt près Meulan (Seine-et-Oise) (coll. Cotteau); holotype. — Ambulacre I, phyllode et région intermédiaire (moule interne) (x 10).

Le type d'*E. dollfusi* (coll. Cotteau) est représenté par un moule interne avec le test conservé seulement sur une partie de la face apicale. A la face orale les limites des plaques et les traces des pores sont distinc-

Source : MNHN, Paris

tement visibles. Le phyllode apparaît comme relativement compliqué, rappelant celui d'*E. depressa* (fig. 35). Pourtant on reconnaît facilement les triades, par exemple dans l'ambulacre I. Sur la péristomienne bipore (Ia) s'ouvrent trois pores, sur la péristomienne unipore (Ib) deux pores. Donc une seule plaque manque dans chacune des colonnes (contre trois chez *E. depressa*).

A la lumière de ces faits, on est bien obligé d'admettre que les pores ne s'ouvrent pas à la face interne à travers les mêmes plaques qu'à la face externe, puisqu'à la face externe il n'y a jamais plusieurs pores par plaque (sauf dans la péristomienne bipore), tandis qu'à la face interne cela arrive et il y existe des plaques sans pores. On reviendra là-dessus au chapitre « Région intermédiaire ». (Voir fig. p. 109 à 111).

Il convient de rappeler aussi que les pores du phyllode, disposés distinctement sur plusieurs colonnes à la face externe de la thèque, ne le sont pas pareillement à la face interne, comme l'avait pressenti STEFANINI (1907, p. 358).

Il existe sans conteste une relation entre la complexité plus ou moins grande de la structure du phyllode, telle qu'elle ressort de l'étude des plaques constitutives, et la disposition sur un plus ou moins grand nombre de colonnes des pores de cet organe. Cela est mis en évidence par la comparaison entre *Conolampas sigsbei*, dont les pores sont répartis sur au moins trois colonnes dans chaque demi-ambulacre, et *E. depressa*, aux pores sur deux colonnes. On a vu par ailleurs que les limites des plaques varient selon le degré d'usure. Dans la pratique, elles sont rarement visibles dans le phyllode et les cas où elles le sont apparaissent comme plutôt exceptionnels. En revanche les pores sont très souvent perceptibles grâce à un nettoyage minutieux. On peut donc assez facilement reconnaître leur disposition sur deux ou trois colonnes dans chaque demi-ambulacre et le nombre de triades qu'ils constituent. Ces circonstances conduisent à attacher plus d'importance à la disposition des pores qui a un caractère général qu'à celle trop contingente des plaques.

DISPOSITION DES PORES DANS LE PHYLLODE

Il a été défini plus haut une région des phyllodes, s'opposant à la région des pétales. Celle-ci est bien délimitée par rapport à la région intermédiaire des ambulacres, encore que, parfois, dans la zone de contact, une des zones porifères, pétaloïde, appartient à la région des pétales, tandis que l'autre, non pétaloïde, appartient déjà à la région intermédiaire. Quand il s'agit du phyllode, la limite avec celle-ci n'est nullement tranchée. Au premier coup d'œil on apprécie généralement assez bien cette région, qui apparaît déprimée, élargie, munie de pores à l'aspect particulier, avec des colonnes internes. STEFANINI (1907, p. 358) a noté justement qu'au point où convergent les colonnes de pores internes et externes le phyllode cesse. (Voir la fig. 30).

Dans le détail il est souvent difficile de décider si tel ou tel pore fait encore partie ou non du phyllode.

Les plaques se disposent par groupes de trois ou triades. Dans leur arrangement les pores reflètent cette disposition. Il est donc commode

Source : MNHN, Paris

de les grouper en « triades » et on emploiera par extension le même terme, bien qu'il s'applique de préférence aux plaques.

Il est important de savoir lequel des deux demi-ambulacres correspond à la péristomienne bipore, puisque sa première triade, incomplète, ne comporte que deux pores et que l'arrangement des pores au-delà en découle. Cela est donné immédiatement par la règle de Lovén (Ia, IIa, IIIb, IVa, Vb). Inversement, connaissant la disposition des pores dans le phyllode, on peut déterminer si le demi-ambulacre débute par une péristomienne unipore ou bipore. En effet le pore buccal de cette dernière est généralement un peu plus éloigné du bord du péristome (1) et aussi plus proche du pore qui lui est superposé. De plus la fossette des deux premiers sphérides est souvent disposée un peu obliquement, son grand axe incliné vers le pore buccal de la péristomienne unipore. Le lecteur peut se référer à la figure 40, dans laquelle, toutefois, les pores buccaux, n'étant pas visibles d'en haut ne sont pas indiqués. On note cependant que dans les colonnes Ia, IIa, IIIb, IVa, Vb, le premier pore du phyllode est plus proche du péristome apparent, donc du pore buccal invisible, que dans les colonnes Ib, IIb, IIIa, IVb, Va. De plus le grand axe de la fossette des sphérides est distinctement incliné vers les colonnes de la deuxième série. (Voir aussi la fig. 61).

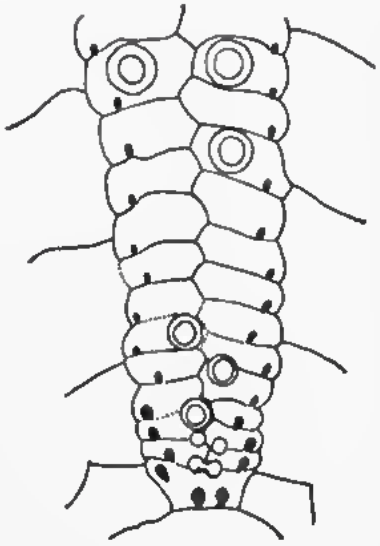
A partir de chaque péristomienne identifiée comme bipore, on groupe les plaques et les pores en triades dans chaque demi-ambulacre, avec comme repère la plaque ou le pore interne *a*. Souvent l'arrangement est assez irrégulier dans la première triade, mais la suivante est mieux reconnaissable. En principe la région du phyllode cesse à partir du point où il n'y a plus de demi-plaques internes, ni de pores décalés vers la suture perradiale. En deçà l'ambulacre est dilaté en forme de feuille (d'où le nom de phyllode) ou de lyre ; au-delà il diverge légèrement. En pratique il semble souvent difficile d'éviter une certaine subjectivité dans l'interprétation.

Il faut en effet déterminer dans la partie distale quel est le dernier pore à considérer comme un pore interne, ou bien quel est le premier pore à regarder comme faisant déjà partie de la colonne de pores normale dans la région intermédiaire. Par exemple, sur la figure 29 (*E. beaumonti*), il y a manifestement à droite (IIIb) trois pores internes et quatre triades (y compris la péristomienne bipore) (total : 11 pores). A gauche (IIIa) il y a deux pores internes et trois triades (total : 9 pores), mais le dixième pore est légèrement décalé vers la suture perradiale. C'est là l'ébauche d'une quatrième triade. Dans la figure 36 (*E. nucleus* jeune) on compte deux pores internes et trois triades à droite (IVb), soit neuf pores en tout ; deux pores internes et trois triades à gauche (IVa), soit huit pores : un pore de moins parce que la péristomienne est bipore ; mais en revanche on peut voir dans le neuvième pore encore un pore interne, d'où une triade de plus.

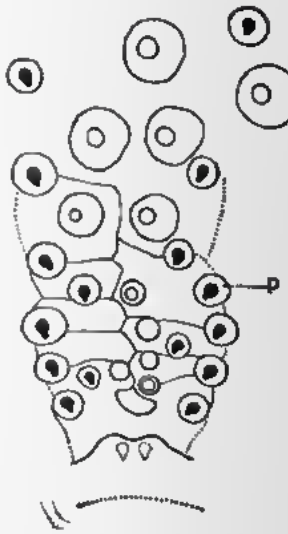
On a noté plus haut que les pores dans la région intermédiaire de l'ambulacre étaient minuscules. Il pourrait y avoir là un autre moyen de

(1) Sur les figures de phyllodes données dans le présent travail, le bord du péristome est représenté par une courbe. En raison de la perspective la distance entre celle-ci et les pores buccaux ne représente que de façon approximative la distance réelle entre ceux-ci et le péristome.

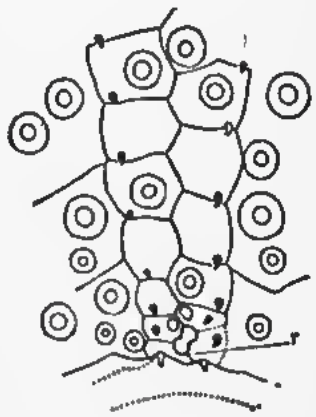
Source : MNHN, Paris



36



37



38

Fig. 36. — *E. nucleus*, Eocène supérieur, Vertheuil (Gironde) (coll. Cotteau) ; individu de 14,2 mm. — Ambulacre IV, phyllode (en raison de la très forte inclinaison de l'infundibulum péristomal, les pores buccaux ont été représentés contre le bord du péristome) (x 20).

Fig. 37. — *E. silensis*, Lutétien, Callosa (Province d'Alicante) (coll. Cotteau). — Ambulacre IV, phyllode (les péripodes, très grands, sont représentés) (x 15). (p : péripode).

Fig. 38. — *E. leymeriei*, Lutétien, Monze (Aude) (coll. Lambert) ; individu de 14, 8 mm. — Ambulacre III, phyllode (les pores buccaux s'ouvrent sous le rebord péristomal, qui les masque partiellement) (x 15). (r : rebord péristomal).

reconnaître où commence cette région. En réalité il n'en est rien, car la transition est souvent insensible depuis les pores bien visibles du phyllode aux pores minuscules de l'ambitus par exemple. Il subsiste des pores relativement gros là où la structure de phyllode a cessé depuis longtemps.

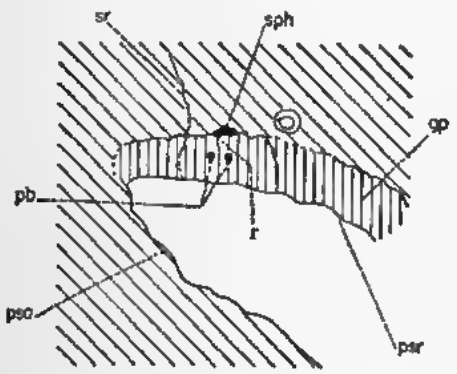
Source : MNHN, Paris

Partie proximale du phyllode

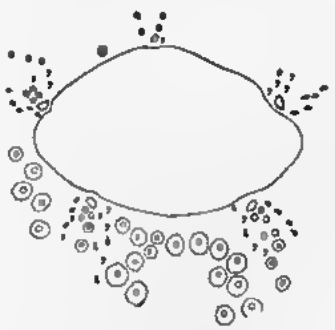
Après avoir cherché à délimiter le phyllode du côté distal, il reste à examiner ses modalités du côté du péristome. Jusqu'à présent, dans cet exposé, le phyllode a été considéré comme situé approximativement dans un plan. Cela est vrai dans l'ensemble, abstraction faite des pores buccaux, qui s'ouvrent dans un plan différent.

Sur certaines figures données ici, représentant des phyllodes (fig. 37, 38, 57, 63, etc.), on voit une ligne plus ou moins onduleuse qui sépare les pores buccaux du reste de l'ambulacre. Cette ligne schématise le péristome apparent (voir chapitre premier « Généralités »). Les pores buccaux débouchent au-dessous de lui, en haut de la paroi du goulot péristomal. A leur niveau, le péristome apparent devient un peu rentrant et dessine un petit lobe plus ou moins accusé. En arrière, c'est-à-dire adapicalement, se trouve la première fossette des sphérides. Entre elle et les pores buccaux existe une petite crête qui souligne le péristome apparent. On peut la désigner sous le nom de *rebord péristomal*, qui sera justifié plus bas.

Le rebord péristomal est plus ou moins développé suivant les espèces : très net par exemple chez *E. rogeri* (fig. 93) ou bien chez *E. cf. silensis*



39



40

Fig. 39. — *E. leymeriei*, exemplaire de la fig. 38. — Ambulacre V, paroi du goulot péristomal, montrant les pores buccaux, le rebord péristomal et la première fossette des sphérides (schéma pour accompagner la fig. 2 de la pl. IV) (x 12). (gp : goulot péristomal ; pb : pores buccaux ; psa : péristome apparent ; psr : péristome réel ; r : rebord péristomal ; sph : fossette des sphérides ; sr : suture adradiale).

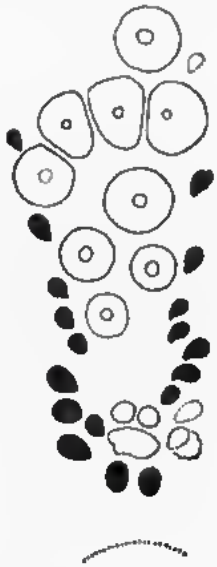
Fig. 40. — *E. cf. silensis*, Lutétien, Callosa (Province d'Alicante) (coll. Muséum, Paléont.). — Région péristomale (x 5).

(fig. 40 : voir les ambulacres I, II et III), il passe presque inaperçu chez d'autres comme *E. rangi* (fig. 56A) ou *E. barcinensis* (fig. 30 et pl. III fig. 9). Il convient d'entrer dans quelques détails à son sujet.

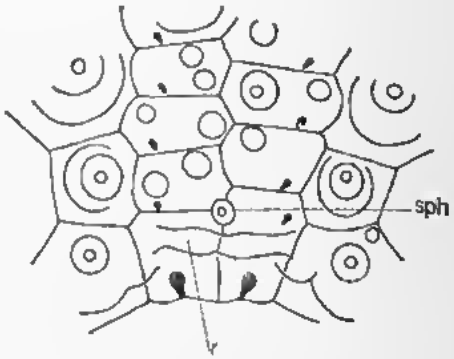
Il est particulièrement visible chez *E. silensis*, sur un individu de 16,6 mm de longueur (fig. 64) ou chez *E. leymeriei* à 14,8 mm (fig. 38 et 39 et pl. IV, fig. 2), donc à un stade jeune. Là il se manifeste comme

Source : MNHN, Paris

une sorte de petit rostre qui s'avance au-dessus de la paroi du goulot péristomal. Lorsqu'on observe le phyllode normalement d'en haut, il masque à demi les pores buccaux, aussi les a-t-on représentés à demi dissimulés par le péristome apparent sur les figures mentionnées. A un stade ultérieur le rebord péristomal s'atténue tout en restant présent (*E. silensis* fig. 37 et 51 ; *E. leymeriei* fig. 41 et 50). En effet le dévelop-



41



42

Fig. 41. — *E. leymeriei*, Lutétien, Monze (Aude) (coll. Lambert). — Ambulacre IV, phyllode (× 15).

Fig. 42. — *E. depressa*, époque actuelle, au large de Grenada (Petites Antilles) ; Individu de 4 mm (d'après A. Agassiz 1904, pl. 64, fig. 3, grossie deux fois) (légèrement modifiée). — Ambulacre III, région du phyllode. (r : rebord péristomal ; sph : sphéride).

pement de ce caractère est en rapport avec l'ontogénie, comme le montre le très jeune *E. depressa* actuel (A. Agassiz 1904, pl. 64, fig. 3) (fig. 42). Un individu de 4 mm de longueur présente au travers de ses deux péristomiennes un fort bourrelet qui sépare les pores buccaux du premier sphéride. C'est là précisément ce qu'on a appelé ici le rebord péristomal. A. Agassiz qui l'a très bien figuré n'y fait pas allusion. Un individu adulte de la même espèce (A. Agassiz 1904, pl. 65, fig. 1) ne montre pas de rebord péristomal sensible (fig. 33B).

Cependant il est une espèce où le rebord péristomal a été décrit et représenté depuis longtemps à un stade très jeune aussi. Il s'agit de *Conolampas sigsbei*. A. Agassiz (1872-1874, p. 338, pl. 16, fig. 2), étudiant un individu de 4 mm, désigné sous le nom d'*E. depressa*, a qualifié le contour de son péristome de « prominently lobed ». La figure montre effectivement des saillies au niveau de chacun des ambulacres, saillies qu'on peut comparer à autant de petits rostres comme chez *E. silensis* ou *E. leymeriei*. Un peu plus tard Lovén (1888, p. 4, pl. 1, fig. 3 et 7)

Source : MNHN, Paris

nomme *Pygastrides relictus* un *C. sigsbei* encore plus jeune, de 3,5 mm de longueur (fig. 43). Il décrit minutieusement le bord du péristome, d'apparence double, constitué par une lèvre intérieure (« an interior lip ») proéminente et une lèvre extérieure un peu en retrait ; l'intérieure, mince, ne peut être vue sans incliner fortement la théque ; l'extérieure, renflée particulièrement dans chaque ambulacre, résulte de l'entrée en contact au niveau de la suture perradiale de deux protubérances épistromales ovoïdes, transverses. Les figures représentent très exactement cette structure. C'est bien là le rebord péristomal, à un stade moins avancé de développement que chez l'exemplaire d'A. Agassiz. Chez un *C. sigsbei* adulte il n'y en a plus de trace notable.

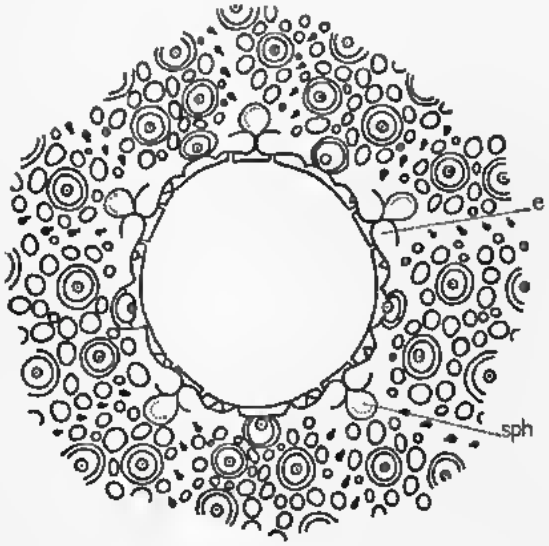


Fig. 43. — *E. (Conolampas) sigsbei*, époque actuelle, Mer des Caraïbes ; individu de 3,5 mm (d'après Lovén 1888, pl. I, fig. 4 ; grossie une fois et demie). — Région péristomale, vue de l'extérieur (x 30). (e : protubérance épistromale ; sph : sphéride).

Hawkins (1918b, p. 491), reprenant l'étude de *P. relictus*, décrit la lèvre intérieure de Lovén comme un délicat rebord interne (« a delicate inner rim »). Chez *E. lepadiformis*, selon Duncan et Sladen (1884, p. 172, pl. 31, fig. 10), le péristome présente une haute muraille verticale s'étendant vers le haut et les pores buccaux s'ouvrent manifestement sous le bord (« below the margin »). Bien plus tard Kier (1962, p. 116), décrivant *E. lehoni*, mentionne des bourrelets formant un rebord (« a flange ») autour du péristome.

Le terme de rebord péristomal semble assez évocateur : il rappelle que des structures, se manifestant seulement comme de légères saillies au niveau des ambulacres chez les individus âgés de certaines espèces, existent comme un véritable bourrelet continu chez les individus très jeunes. D'ailleurs les Echinolampadidés adultes conservent toujours des vestiges de rebord péristomal, sous la forme d'un très léger bourrelet

Source : MNHN, Paris

situé en avant de la première fossette des sphérides. C'est lui qui a été indiqué sur la figure du phyllode d'*E. rangi* (fig. 56A) (voir aussi pl. X, fig. 3).

La question se pose donc de savoir comment a lieu le passage du rebord péristomal continu et très développé du très jeune Echinolampadidé au très faible bourrelet qui subsiste chez l'adulte. On a vu que les protubérances épistromales de *C. sigsbei* à 3,5 mm sont devenues à 4 mm des saillies qui donnent au péristome un aspect lobé. Il y a soudure des protubérances deux à deux, au niveau de la suture perradiale, en cinq petits rostres. La suture est encore visible chez *E. globulus amygdalina* à 14,4 mm (fig. 44). Le rebord péristomal d'*E. depressa* à 4 mm conserve nettement l'aspect de deux protubérances accolées.

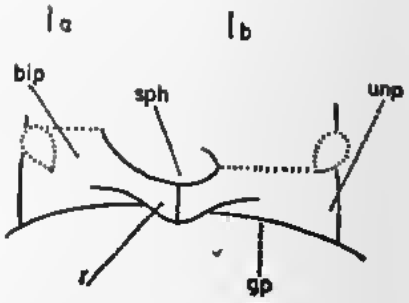


FIG. 44. — *E. globulus amygdalina*, Ypréslen, Thèbes (Egypte) (coll. Muséum, Paléont.); individu de 14,4 mm. — Ambulacre I, péristomiennes, vue en plan (croquis schématique) (x 40). (bip : péristomienne bipore ; gp : paroi du goulot péristomal ; r : rebord péristomal ; sph : fossette des deux premiers sphérides ; unp : péristomienne unipore).

En ce qui concerne le goulot péristomal, on assiste aux transformations suivantes au cours de l'ontogénie. Chez le très jeune Echinolampadidé, compris entre le péristome et le rebord péristomal, (peu éloignés l'un de l'autre) il est mal individualisé (*C. sigsbei* à 3,5 mm selon LOVÉN 1888, pl. I, fig. 4 et 7). Les pores buccaux sont des fentes échancrant le péristome (voir la rubrique « Les pores du phyllode », « Cas des pores buccaux »). A un stade beaucoup plus avancé, le goulot péristomal a des parois verticales, dans lesquelles les pores buccaux bien fermés s'ouvrent à mi-hauteur. Ils ne sont pas visibles d'en haut, non plus que le péristome réel. Le rebord péristomal commence à perdre de son importance. Ce stade est celui d'*E. leymeriei* à 14,8 mm (fig. 38), de même que approximativement *E. silensis* à 16,6 mm (fig. 64 et pl. III, fig. 7).

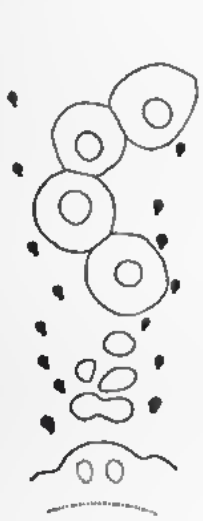
Par la suite, le goulot, qui va en s'approfondissant, s'évase légèrement vers le haut, en même temps que le rebord péristomal s'atténue et que les pores buccaux se rapprochent du péristome apparent. Ils deviennent visibles d'en haut, de même que le péristome réel, bien distinct du péristome apparent. C'est déjà le stade adulte ; exemple : *E. leymeriei* (fig. 50) et *E. silensis* (fig. 37). Cependant *E. valettei* (fig. 45 et pl. III, fig. 5) a conservé à ce stade son rebord péristomal, ce qui apparaît comme un indice d'évolution peu avancée.

Dans le genre voisin *Rhyncholampas*, KIER (1962, p. 181, fig. 154-156) a noté de la même façon que les pores buccaux s'éloignent du péristome au cours de l'ontogénie.

Il convient d'examiner le rebord péristomal chez les espèces les plus anciennes d'*Echinolampas*, qui devraient en avoir conservé les

Source : MNHN, Paris

traces les plus importantes. A l'Eocène inférieur le caractère est diversement développé sur celles qui ont pu être observées. Chez *E. globulus amygdalina* à 14,4 mm de longueur (pores génitaux ouverts), le rebord péristomal forme une sorte de rostre et les pores buccaux s'ouvrent en contrebas sur la paroi verticale du goulot péristomal (fig. 44 et 53). Un individu plus âgé (16,5 mm) montre une structure analogue, mais moins accusée. *E. humei*, voisin, a un rebord péristomal sensible (fig. 54). Inversement *E. bothriopygoides* n'en présente pas.



45

46

Fig. 45. — *E. valettei*, Yprésien, Province de Tuléar (Madagascar) (coll. Muséum, Paléont.). — Ambulacre II, phyllode (x 20).

Fig. 46. — *E. blaviensis*, exemplaire de la fig. 12. — Ambulacre V, phyllode (x 10).

Toutes ces espèces proviennent du nord de l'Afrique. A Madagascar *E. valettei* présente une disposition particulière (pl. III, fig. 5). Au niveau du péristome apparent, le goulot péristomal apparaît doublé d'un bourrelet granuleux sur tout son pourtour. Ce bourrelet se relève un peu au niveau des ambulacres, où il sépare nettement la première fossette des sphérides et les pores buccaux. Cette structure, très nette chez un spécimen de 19,5 mm, aux pores génitaux bien ouverts, est un peu moins marquée à 22,8 mm. Elle rappelle très exactement le rebord péristomal tel qu'il existe chez *Conolampas sigsbei* à 3,5 mm, quoique semble-t-il on soit ici à un stade plus avancé. En effet le goulot péristomal est très développé, avec des parois subverticales, et les protubérances épistromales ne sont plus distinctes, bien qu'on puisse encore en distinguer les sutures.

E. lepadiformis, déjà cité, de petite taille (19,5 mm) et d'âge plus récent (Lutétien inférieur), semble bien posséder un rebord péristomal complet.

Source : MNHN, Paris

Au Lutétien, parmi les espèces présentant des vestiges de rebord péristomal, *E. leymeriei* et *E. silensis* ont été signalés plus haut, de même que *E. rogeri*, ce dernier trouvé au Sénégal. De même provenance, un jeune *E. cf. anceps*, de 9,8 mm, montre un rebord péristomal complet, mais dont les détails ne sont pas visibles par suite de l'usure (pl. V, fig. 5). Adulte, cette espèce en conserve des traces (fig. 78 et pl. III, fig. 6). Au Lutétien supérieur, *E. lehoni*, créé pour une forme jeune, dont l'holotype mesure 9,5 mm de longueur, présente aussi un rebord péristomal complet.

Ainsi la loi biogénétique fondamentale, formulée d'abord par SERRES (1824), puis par Fritz MÜLLER (1864) et généralisée par HAECKEL (1866), selon laquelle « l'ontogénie est la récapitulation abrégée et rapide de la phylogénie... » (LEHMAN 1959, p. 638), semble trouver ici une application. En effet des espèces actuelles dans leur stade très jeune présentent un rebord péristomal existant à l'état adulte chez des espèces anciennes.

C) LES PORES DU PHYLLODE

Les pores de cette région de l'ambulacre, qu'on peut appeler pores phyllodéens à la suite de LOVÉN (1883, p. 45), se distinguent par leur disposition, examinée ci-dessus, et par leurs dimensions, mais aussi par leur forme particulière. On peut prendre pour exemple *E. barcinensis* (fig. 30 et 47). Les pores s'ouvrent du côté perradial d'un péripode ovale,

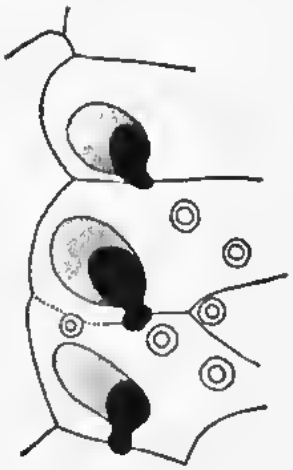


FIG. 47. — *E. barcinensis*, exemplaire de la fig. 7. — Pores phyllodéens, n° 5, 6, 7, de la fig. 30 (x 20).

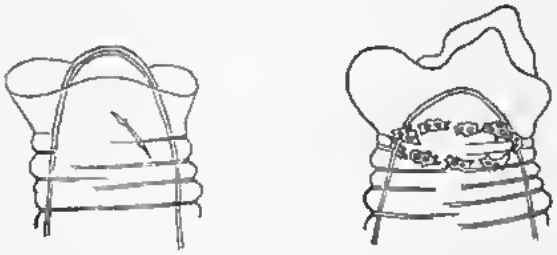
qui est disposé lui-même selon une direction perradiale-adorale. Ils ont un contour allongé, avec toujours une sorte d'appendice du côté adoral, correspondant à une encoche dans la plaque ambulacraire. Cela leur donne parfois un aspect bilobé. Ils rappellent aussi un peu la forme

Source : MNHN, Paris

d'un pépin de raisin. Les deux pores buccaux (au sens de KIER 1962) ne diffèrent pas sensiblement des autres pores dans leur structure générale. Souvent plus gros, ils font parfois une encoche adorale plus longue, par exemple chez *E. blaviensis* (fig. 46).

La taille des pores du phyllode ne varie pas sensiblement selon les espèces. Cela ressort de la comparaison entre des espèces ayant des dimensions générales analogues, par exemple respectivement *E. stellifera* et *E. scutiformis* (fig. 62 et 71), *E. anceps* et *E. angulata* (fig. 78 et 69). Il en est de même pour la forme des pores. Cependant le péripode peut être plus ou moins développé. Ainsi *E. silensis* (fig. 37) présente des péripodes particulièrement grands.

Chez les espèces actuelles les pores du phyllode n'ont pas fait l'objet d'études spéciales. Cependant chez les genres voisins *Rhyncholampas* et *Cassidulus* ils ont été bien figurés par LOVÉN (1874, pl. 7; 1883, pl. 12, fig. 133). Le même auteur (1883, p. 60) indique la signification de l'encoche adorale qu'ils font : elle donne passage à une branche du ruban nerveux radial, qui accompagne le canal ambulacraire. Celle-ci se subdivise ensuite en un nerf podial qui innerve le podion et en un nerf périphérique qui se ramifie à la surface de la thèque. On peut comparer l'encoche nerveuse que font les pores phyllodéens à celle que font des pores ambulacraires indifférenciés, bien connue chez les *Cidaris* (TERMIER et TERMIER 1953, p. 887, fig. 118). Elle est disposée pareillement, du côté adoral et perradial. La structure des pores phyllodéens des *Echinolampas* n'est pas sans rapports avec celle des gros pores voisins du péristome de certains Spatangues, par exemple *Echinocardium* : dans ce genre le péripode est beaucoup plus développé, mais la forme du pore est comparable.



48 49

FIG. 48 et 49. — *Rhyncholampas pacifica* (A. Agassiz), époque actuelle, provenance non indiquée (d'après LOVÉN 1883, pl. 11, fig. 118-119). — Extrémité d'un podion phyllodéen, à deux états d'extension.

De même que les pores, les podia du phyllode ne sont bien connus que chez *Rhyncholampas*. A. AGASSIZ (1872-1874, pl. 32, fig. 8-10) et LOVÉN (1883, pl. 11, fig. 118-119) les ont bien figures chez *R. pacifica*. A la vérité ils apparaissent quelque peu différents selon l'auteur. A. AGASSIZ (1872-1874, p. 697) les décrits comme pourvus d'extrémités lamellaires, LOVÉN (1883, p. 47, 61) leur attribue un sommet arrondi ou légèrement renflé, entouré par un bord circulaire ou ondulé suivant

Source : MNHN, Paris

leur état d'extension (fig. 48 et 49). En tout cas ce sont des podia relativement simples, ne comportant pas les nombreux tentacules claviformes disposés sur une extrémité élargie en plateau, que montrent les podia « pénicillés » de beaucoup de Spatangues, par exemple *Amphidetus* (=*Echinocardium*) (Lovén 1871, fig.-texte p. 4) ou *Palaeotropus* (Lovén 1883, pl. 8, fig. 72).

Un tel cas existe cependant chez une espèce de Cassidulidés, famille très proche des Echinolampadidés. Selon Mortensen (1948b, p. 193 et 233) *Procassidulus malayanus* Mortensen possède des podia adoraux plus ou moins nettement pénicillés (« more or less conspicuously papillate »), rappelant les podia adoraux des Spatangues, mais leurs tentacules claviformes (« papillae ») ne sont pas supportés par des baguettes calcaires, comme ils le sont chez les Spatangues.

On sait que les podia pénicillés des Spatangues, richement innervés et préhensiles, ont un rôle dans la nutrition : ils exercent un choix sur les particules du sédiment au sein duquel l'animal est enfoui, les collent sur leurs tentacules claviformes et les portent sur les piquants du péristome, où elles sont avalées (Cuénot 1948, p. 150). Sans doute les podia phyllodéens des Cassidulidés et des *Echinolampas*, sans être aussi différenciés, remplissent-ils une fonction analogue.

Il est intéressant de rapporter une observation due à A. Agassiz (1872-1874, p. 339, pl. 16, fig. 13), concernant les podia à un stade peu avancé du développement. Chez *Conolampas sigsbei*, à 12,7 mm de diamètre, cet auteur les décrit comme munis d'un disque adhésif puissant, et il ajoute qu'ils le conservent même après que la structure pétaloïde de la partie adapicale soit réalisée. Il se produit ainsi l'anomalie apparente d'un Oursin aux ambulacres pétaloïdes avec des podia semblables à ceux des Oursins Réguliers.

Ontogénie des pores phyllodéens.

Les faits les plus marquants survenant au cours de la croissance sont l'accroissement de taille, non seulement en valeur absolue, mais aussi en valeur relative ; le rapprochement mutuel des pores et le développement de leurs péripodes. Exemple : *E. depressa* (A. Agassiz 1904, pl. 64, fig. 3 et pl. 65, fig. 1) (fig. 42 et 33B), *E. leymeriei* (fig. 38 et 50).

Sous ce dernier rapport quelques détails sont nécessaires. Aussi bien chez *E. depressa* que chez *C. sigsbei* (Lovén 1888, A. Agassiz 1904), les pores, aux péripodes peu développés dans les stades très précoces, en possèdent de bien marqués à l'état adulte. Chez les espèces fossiles le développement de ce caractère se produit suivant des modalités diverses.

Chez *E. silensis* à 16,6 mm, il n'y a pas de péripodes sensibles (fig. 64). A 26,9 mm et au-delà, très marqués, les péripodes sont larges, de contour vaguement elliptique transversalement (fig. 37 et 51). *E. nucleus* montre aussi un fort contraste entre les pores petits aux péripodes presque absents du jeune (fig. 36, à 14,2 mm) et les grands péripodes oblongs, très rapprochés les uns des autres, de l'adulte (fig. 52).

Comment se développent les péripodes ? L'observation des premiers pores formés, les pores buccaux, peut renseigner sur ce point.

Source : MNHN, Paris

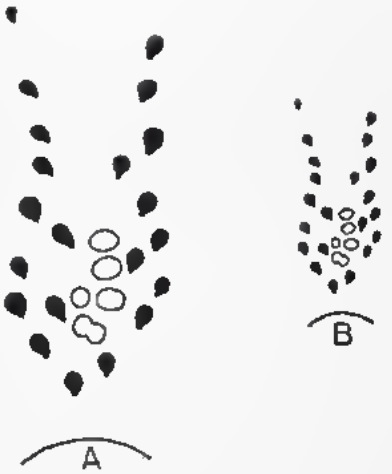


FIG. 50. — *E. leymeriei*, Lutétien, Monze (Aude) (coll. Lambert). — Ambulacre II, phyllode. A : x 15 ; B : x 7,5.

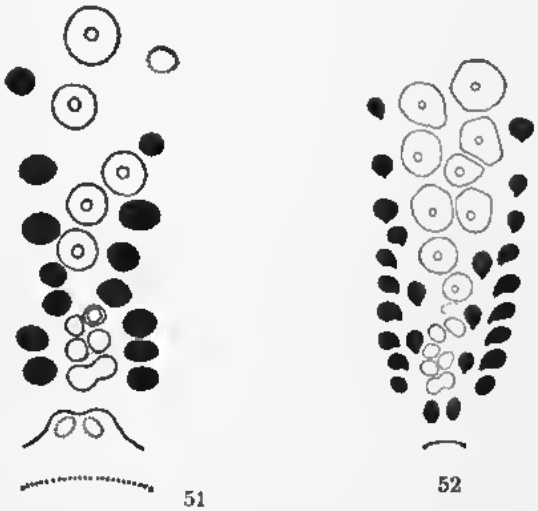


FIG. 51. — *E. silensis*, Lutétien, Callosa (Province d'Alicante) (coll. Cotteau). — Ambulacre III, phyllode (les péripodes sont représentés, mais non les pores) (x 15).

FIG. 52. — *E. nucleus*, Eocène supérieur, Vertheuil (Gironde) (coll. Lambert). — Ambulacre V, phyllode (x 10).

Cas particulier des pores buccaux.

On connaît les pores buccaux depuis un stade très précoce chez *C. sigsbei*. A 3,5 mm de longueur le péristome présente dans chaque ambulacre deux incisions profondes et étroites (LOVÉN 1888, p. 4, pl. 1, fig. 4, 5 et 7) (fig. 97). HAWKINS (1918b, p. 491) les qualifie avec un doute de branchiales. A la lumière des connaissances actuelles, il semble

Source : MNHN, Paris

difficile de conserver ce point de vue. Les incisions du péristome doivent être considérées comme représentant les pores buccaux.

Divers faits parlent dans ce sens. Le jeune *E. depressa*, à 4 mm, présente des pores buccaux manifestes, séparés des pores ambulacraires proximaux par le rebord péristomal (A. Agassiz 1904, pl. 64, fig. 2 et 3) (fig. 42). A ce stade il montre une extraordinaire ressemblance avec *C. sigsbei*. De plus les pores buccaux apparaissent sans ambiguïté comme autant de fentes, sur la figure de la face interne. De même *E. valettei* possède un rebord péristomal bien caractérisé, ainsi que d'autres espèces déjà mentionnées. Chez toutes, les pores buccaux sont situés au-dessous de celui-ci.

Dans l'hypothèse précédente, la disposition des pores du jeune *C. sigsbei* appelle certaines remarques. A la face externe, le pore proximal des colonnes Ia, IIa, IIIb, IVa, Vb, est plus proche du pore buccal correspondant que dans les autres colonnes, ce qui est conforme à la règle générale. A la face interne, on s'attendrait à trouver des péristomiennes bipores dans les mêmes colonnes Ia, IIa, IIIb, IVa, Vb. Or il n'en est rien et le pore proximal des autres colonnes est alors plus proche du pore buccal correspondant. Cela reste inexpliqué.

Quant à l'existence de fentes au lieu de pores, elle ne doit pas surprendre à des stades aussi précoces. Chez *Echinus miliaris* une plaque nouvellement formée présente un pore incomplet, dont le bord adoral est constitué par la plaque qui le précède (Gordon 1926b, p. 297). On conçoit très bien que lorsqu'il s'agit du premier pore formé, celui-ci reste ouvert adoralement et conserve l'aspect d'une fente. Tenmier et Termier (1953, p. 871) ont rappelé que l'Oursin paléozoïque *Aulechinus* présentait des plaques inachevées du côté adoral, avec un seul pore imparfaitement fermé.

A l'examen des figures de très jeunes Echinolampadidés (*E. depressa*, *C. sigsbei*), on est frappé par le contraste existant entre la taille des pores buccaux et celle des pores ambulacraires adjacents. On peut faire la même constatation sur les individus jeunes ou même les adultes de certaines espèces. Voir par exemple *E. anceps* à 14,2 mm (fig. 66), *E. burdigalensis girundica* à 29 mm (coll. J. R.), *E. bothriopygoides* (fig. 72), *E. valettei* (fig. 45). Ce dernier, qui a conservé des caractères primitifs à l'état adulte, mérite un examen attentif.

A 19,5 mm, dans chaque colonne de la première série, c'est-à-dire Ia, IIa, IIIb, IVa, Vb, on observe que non seulement le pore buccal, mais aussi le premier pore qui lui fait suite, présentent de grands péripodes. En outre dans les colonnes IIb et IIIa le même pore semble aussi plus développé. Chez *E. anceps*, aux diverses étapes de la croissance, les pores buccaux sont pourvus de grands péripodes, sans que les pores adjacents en acquièrent de semblables. Cependant la différence de taille semble s'atténuer un peu chez les individus adultes.

Toutes les espèces précédentes sont relativement anciennes, datant de l'Eocène inférieur ou de l'Eocène moyen. La présence de pores buccaux munis de larges péripodes apparaît comme l'indice d'un stade jeune ou d'un degré d'évolution peu avancé. On peut le vérifier chez d'autres espèces, par exemple chez *E. globulus amygdalina* et *E. humei*, de

Source : MNHN, Paris

l'Eocène inférieur (fig. 53 et 54), *E. kleini* de l'Oligocène supérieur (fig. 55).

Les pores du phyllode sont toujours simples chez les Echinolampadidés. Cependant il a été constaté l'existence d'un pore cloisonné chez un *E. hoffmanni* du Pliocène (fig. 58A). La disposition du phyllode apparaît légèrement perturbée dans le demi-ambulacre Vb (à droite sur la figure).

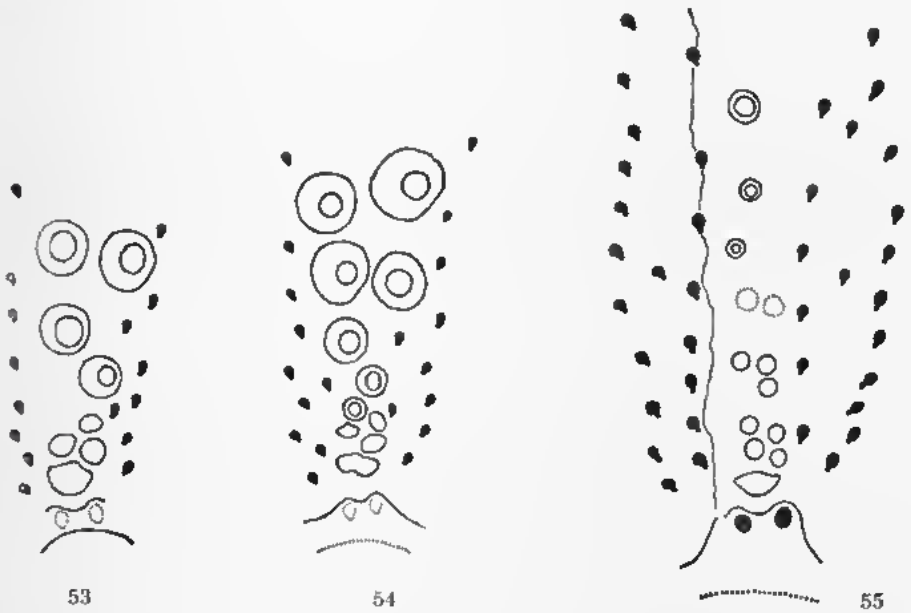


Fig. 53. — *E. globulus amygdalina*, exemplaire de la fig. 44. — Ambulacre II, phyllode (x 20).

Fig. 54. — *E. humei*, Yprésien, Djebel Drounka (Egypte) (coll. Lambert). — Ambulacre II, phyllode (x 20).

Fig. 55. — *E. kleini*, Oligocène, Bünde (Westphalie) (coll. Lambert) ; individu jeune. — Ambulacre II, phyllode (x 15).

En effet le pore buccal 1', anormalement petit, se prolonge à la surface de la thèque par un sillon superficiel, pour aboutir finalement à un pore situé adradialement, au lieu d'être adjacent à l'autre pore buccal. (Cela implique aussi une direction du podion correspondant presque opposée à la normale).

Le premier pore de la colonne interne, 3', apparaît, à première vue, constitué par deux pores étroitement accolés. En réalité ceux-ci ne sont séparés que par une cloison incomplète, qui ne se continue pas intérieurement. Cette structure rappelle celle des pores voisins du péristome chez *Hemiaster* (Devriès 1960a, p. 37, pl. 6, fig. 4-5). Il s'agit donc bien d'un seul pore cloisonné. L'organisation générale du phyllode conduirait à la même conclusion.

Le demi-ambulacre Vb débute par une péristomienne bipore, donc la première triade, incomplète, comprend les pores 1' et 2', la deuxième, normale, est constituée par 3', 4', 5' ; plus loin la disposition devient régulière.

Source : MNHN, Paris

La présence de ce pore cloisonné reste une anomalie, mais ne peut-on y voir l'image d'une structure réalisée plus complétement chez les Spatangues, Oursins mieux adaptés à la vie fouisseuse ?

D) CORRESPONDANCE ENTRE LES COLONNES DE PORES DU PHYLLODE DE LA FACE EXTERNE ET DE LA FACE INTERNE DE LA THÈQUE

On a examiné plus haut l'aspect interne du phyllode essentiellement en ce qui concerne les plaques constitutives. On a seulement fait allusion à la disposition des pores. On sait que leur arrangement à la face interne n'est pas le même qu'à la face externe, comme cela avait été noté par Quenstedt (1875) et plus tard par Stefanini (1907). De fait l'aspect

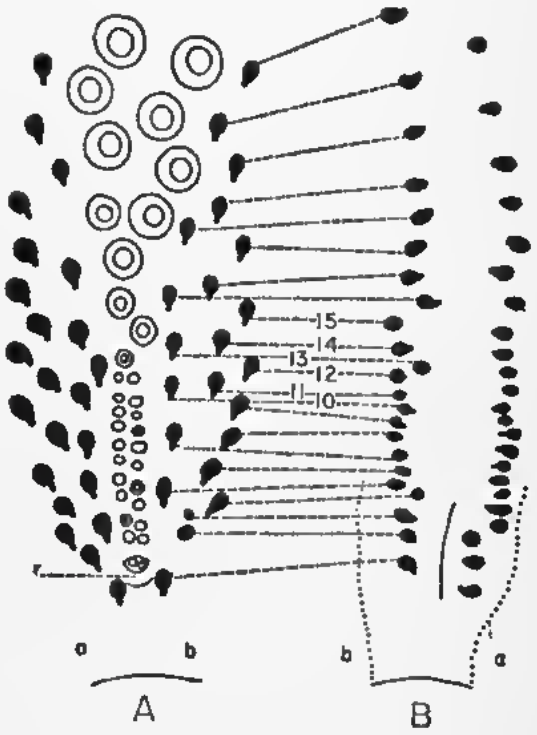


Fig. 56. — *E. rangi*, exemplaire de la fig. 11. — Ambulacre II, phyllode (x 7,5). A : face externe (dans la colonne b, noter les pores anormaux 2 et 3) (r : rebord péristomal) ; B : face interne.

interne du péristome et des ambulacres à ce niveau a été figuré assez souvent par les auteurs : Quenstedt (1875) chez diverses espèces, comme il a été dit plus haut ; de Loriol (1896, pl. 11, fig. 4, 4a, 4b) chez *E. hemisphaerica* ; Stefanini (1907, pl. 12, fig. 3 et pl. 13, fig. 3)

Source : MNHN, Paris

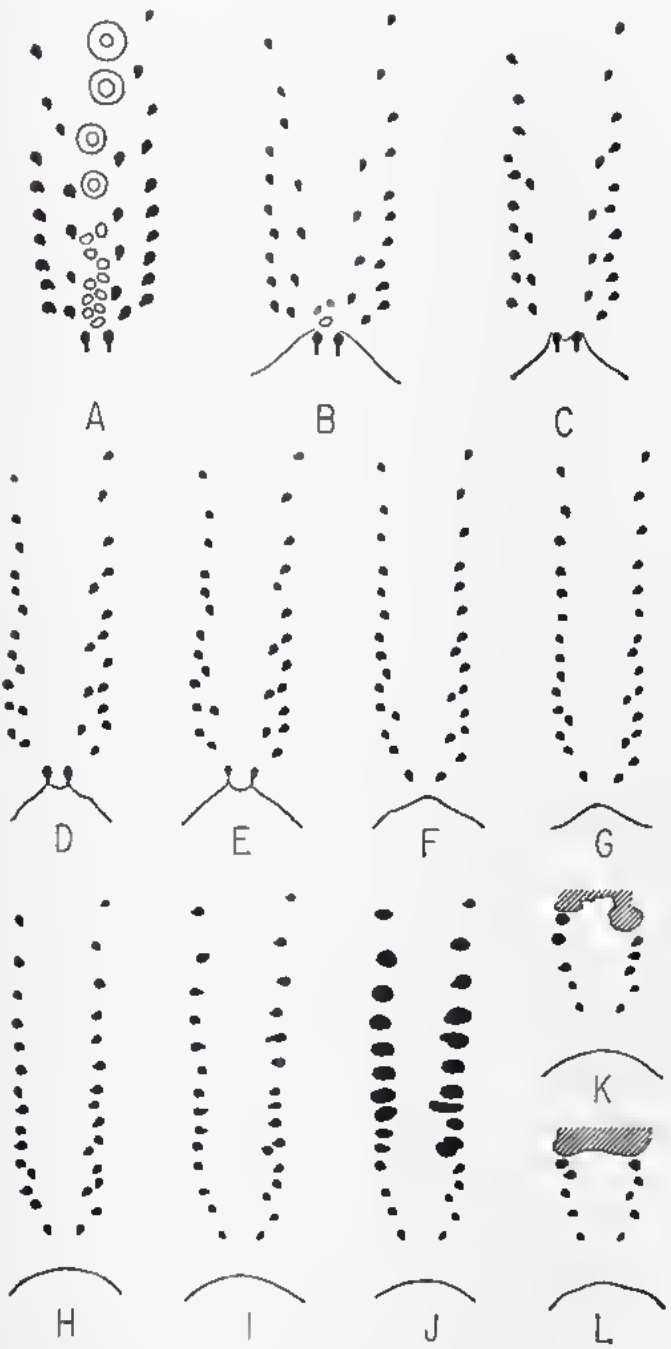


Fig. 57. — *E. blaviensis*, exemplaire de la fig. 12. — Ambulacre III, phyllode (x 7,5). Surfaces polles sériées (le bord du péristome n'a pas été indiqué) (les divers plans de coupe sont distants de 0,2 mm).

Source : MNHN, Paris

chez un *Echinolampas sp.*, du Miocène moyen de Gozo (Malte), et chez *Hypsoclypus melitensiensis* ; Cottreau (1913, pl. 11, fig. 6) chez *H. doma*. Parmi les espèces actuelles A. Agassiz a représenté *E. hellei* (= *E. rangi*) (1872-1874, pl. 15, fig. 9), *Conolampas sigsbei* (1883, pl. 17, fig. 2 et 4, et 1904, pl. 65, fig. 6), *E. depressa* (1904, pl. 64, fig. 2, et pl. 65, fig. 2) ; Mortensen, *Conolampas sigsbei* (1918b, pl. 8 fig. 1).

Malgré cela, les idées relatives à la disposition des colonnes de pores restent confuses ou mal exprimées. Ainsi Stefanini (1907, p. 358, pl. 12, fig. 13) écrit-il, à propos de l'*Echinolampas sp.* de Gozo, que, du côté interne, les pores sont simples et disposés sur la suture sans doublement aucun, ce qui équivaut à dire qu'ils sont placés sur deux colonnes. Il existe donc un contraste frappant avec la face externe où les pores sont toujours disposés sur plusieurs colonnes (au moins quatre), sinon il n'y aurait pas de phyllode. Mais souvent les figures citées ne montrent pas cela distinctement et on comprend mal alors la structure des orifices internes (par exemple sur la figure donnée par de Loriol, 1896, pl. 11, fig. 4b).

Cependant la différence ressort immédiatement de la comparaison entre les deux faces, par exemple chez *E. rangi* actuel (fig. 56). A la face externe, on observe des pores disposés plus ou moins régulièrement sur trois colonnes dans chaque demi-ambulacre ; à la face interne, on remarque en tout deux colonnes, beaucoup plus rapprochées et assez peu régulières. Si l'on regarde de plus près, les pores de chaque colonne n'apparaissent pas uniformément superposés, certains d'entre eux sont décalés vers la ligne perradiale. On peut même reconnaître des triades, correspondant à celles que forment les pores à la face externe : par exemple, dans le demi-ambulacre 11b, les triades 10, 11, 12 et 13, 14, 15.

Il est intéressant d'examiner le passage entre des structures aussi différentes. Cela a été rendu possible par l'emploi de la technique des sections polies sériées. L'espèce choisie, *E. blaviensis*, comporte quatre colonnes de pores à la face externe et l'on n'en trouve plus que deux à la face interne, plus simples que chez *E. rangi* (fig. 57). Au cours de l'usure progressive de l'échantillon, on fait les constatations suivantes : la largeur totale du phyllode diminue, tandis que l'espace compris entre les deux colonnes internes augmente ; en effet les deux colonnes de pores de chaque demi-ambulacre se rapprochent l'une de l'autre, les pores tendant à se disposer sur une seule colonne ; cela commence à se réaliser sur les croquis 57F et G. Les croquis 57J, K, L montrent dans la partie distale du phyllode une apparence de pores plus gros, qui résulte de l'usure de la thèque.

On doit noter que, sur la figure 57, le bord du péristome n'a pas été représenté. La courbe qui commence à apparaître sur le croquis 57B, en arrière des pores buccaux, représente l'intersection du plan de coupe avec la paroi du goulot péristomal (sur le croquis 57B elle correspond sensiblement au péristome apparent) ; on la voit ensuite passer en avant des pores buccaux et s'en éloigner de plus en plus à mesure que l'usure progresse (comparer avec la fig. 3 bis, exécutée d'après l'espèce voisine, *E. stellifera*).

Dans le sens longitudinal ou méridien, un *E. hoffmanni* (fig. 58, 59, 60) offre une cassure permettant l'observation des canaux podiaux, mettant

Source : MNHN, Paris

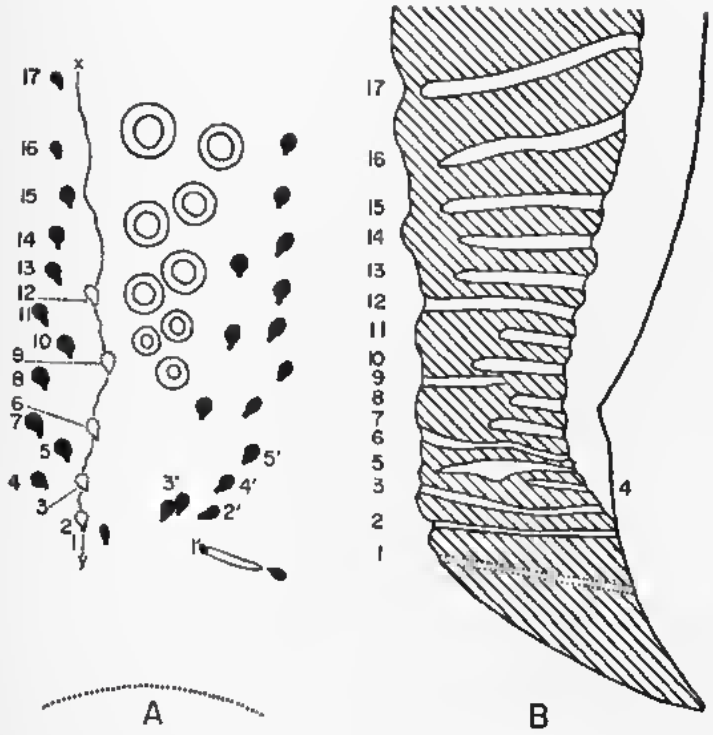


Fig. 58. — *E. hoffmanni*, Quaternaire ancien, Rhodes (coll. d'Orbigny). — Ambulacre V, phyllode (x 7,5). A : vue externe ; B : coupe suivant x-y (la face externe de la thèque se trouve du côté des numéros) (comparer avec la fig. 60).

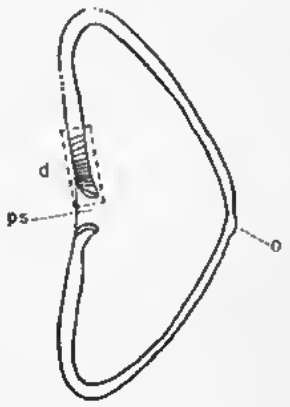


Fig. 59. — *E. hoffmanni*, exemplaire de la fig. 58. — Coupe à travers la thèque, à peu près selon Va-IIb, montrant l'emplacement du détail (d) représenté sur les fig. 58 et 60 (x 0,6). (a : apex ; ps : péristome).

Source : MNHN, Paris

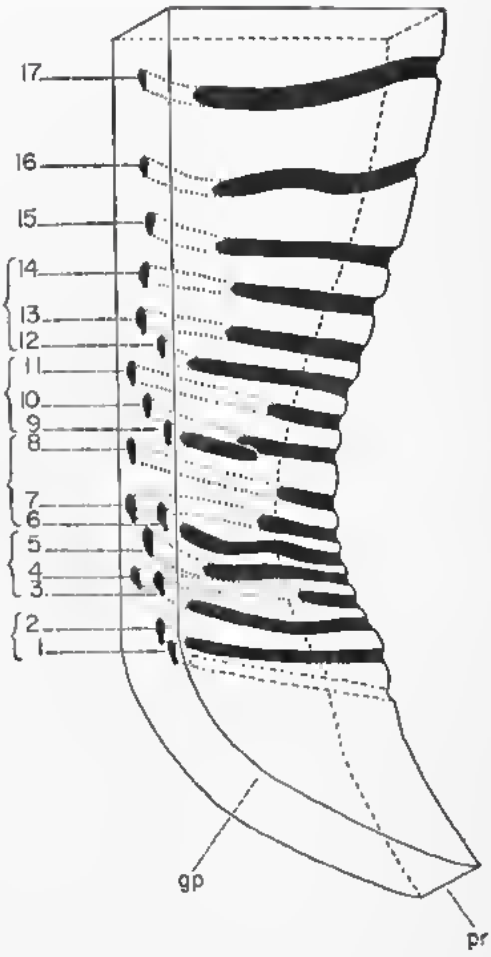


FIG. 60. — *E. hoffmanni*, exemplaire de la fig. 58. — Demi-ambulacre Va, phyllode ; reconstitution dans l'espace, d'après la fig. 58 (noter que la structure est anormale : la première triade (pores 1 et 2) ne comporte que deux pores, au lieu de trois, bien que la colonne Va appartienne à la deuxième série de plaques) (demi-schématique) (x 10). (gp : parol du goulot péristomal ; pr : bord du péristome réel).

en relation les pores à la face externe et à la face interne. Du côté interne, on constate que les canaux débouchent sensiblement dans un même plan, qui est le plan de cassure. Du côté externe il n'en est pas de même, puisque les canaux podiaux aboutissent à des pores non alignés, mais disposés sur plusieurs colonnes. De plus ils convergent légèrement de la face interne à la face externe.

De cette étude on doit retenir surtout la plus grande simplicité du phyllode à la face interne.

Résumé. — Il n'y a pas de dédoublement des pores dans le phyllode. Les pores buccaux sont les deux pores ambulacraires les plus proches du péristome. A la face externe de la thèque, les pores du phyllode sont disposés, selon les espèces, sur deux ou trois colonnes

Source : MNHN, Paris

dans chaque demi-ambulacre. Les plaques correspondantes sont groupées par séries de trois ou triades. Dans un demi-ambulacre de la première série (péristomienne bipore), la première triade est incomplète. La non-correspondance entre les plaques, à la face externe et à la face interne de la thèque, révèle que les pores ne s'ouvrent pas à travers les mêmes plaques, de part et d'autre de celle-ci.

La délimitation du phyllode, du côté de la région intermédiaire de l'ambulacre, est délicate et plus ou moins subjective.

On propose le terme de *rebord péristomal*, pour désigner la petite crête comprise entre les pores buccaux et la première fossette des sphérides. Le rebord péristomal est bien développé chez le très jeune Echinolampe. Des vestiges importants en subsistent à l'âge adulte chez certaines espèces, notamment *E. valetiei*, de l'Yprésien.

Chaque pore phyllodéen fait, du côté perradial et adoral, une encoche dans l'assule sur laquelle il s'ouvre : cette encoche livre passage à une branche du ruban nerveux radial. Les podia des phyllodes, pourvus d'extrémités lamellaires ou d'un bord ondulé (?), devaient jouer, dans la nutrition, un rôle analogue à celui des podia pénicillés des Spatangues.

Les péripodes des pores phyllodéens se développent au cours de l'ontogénie. A un stade très précoce, les pores buccaux se présentent comme autant de fentes. A un stade jeune ou chez des espèces peu évoluées, ils possèdent de grands péripodes.

Chez *E. hoffmanni*, un pore phyllodéen cloisonné rappelle un pore correspondant de Spatangue. Le phyllode est plus simple et moins large à la face interne de la thèque. Des sections polies sériées montrent, chez *E. blaviensis*, le passage de quatre colonnes de pores à la face externe à deux colonnes de pores à la face interne.

VII. — VARIATION DU PHYLLODE

A) VARIATION SELON LES AMBULACRES, DANS UN MÊME INDIVIDU

Dans ce qui précède on a eu l'occasion de s'apercevoir que le phyllode n'a pas une structure uniforme. Chez un même individu, il diffère quelque peu d'aspect suivant les ambulacres, en relation avec la disposition des deux péristomiennes. De plus le phyllode de l'ambulacre impair est toujours plus simple que celui des ambulacres pairs. Ainsi chez un

TABLEAU IV

Ambulacre	I		II		III		IV		V	
Demi-ambulacre *	*a*	b	*a*	b	a	*b*	*a*	b	a	*b*
Nombre de colonnes de pores	3	3	3	3	2	2	3	3	3	3
Nombre de pores internes .	5 ; 5	4 ; 4	4 ; 5	5 ; 3	4	4	2 ; 6	5 ; 4	3 ; 5	5 ; 5
Nombre de triades	7	6	7	7	5	5	7	7	6	7

* Les demi-ambulacres de la première série sont désignés par une lettre *italique*.

E. kleini, de 54,5 mm de longueur, provenant de Bünde (coll. Muséum, Paléont.), les pores, formant trois colonnes plus ou moins régulières dans les ambulacres pairs I, II, IV, V, n'en forment que deux dans l'ambulacre III (fig. 61).

Source : MNHN, Paris

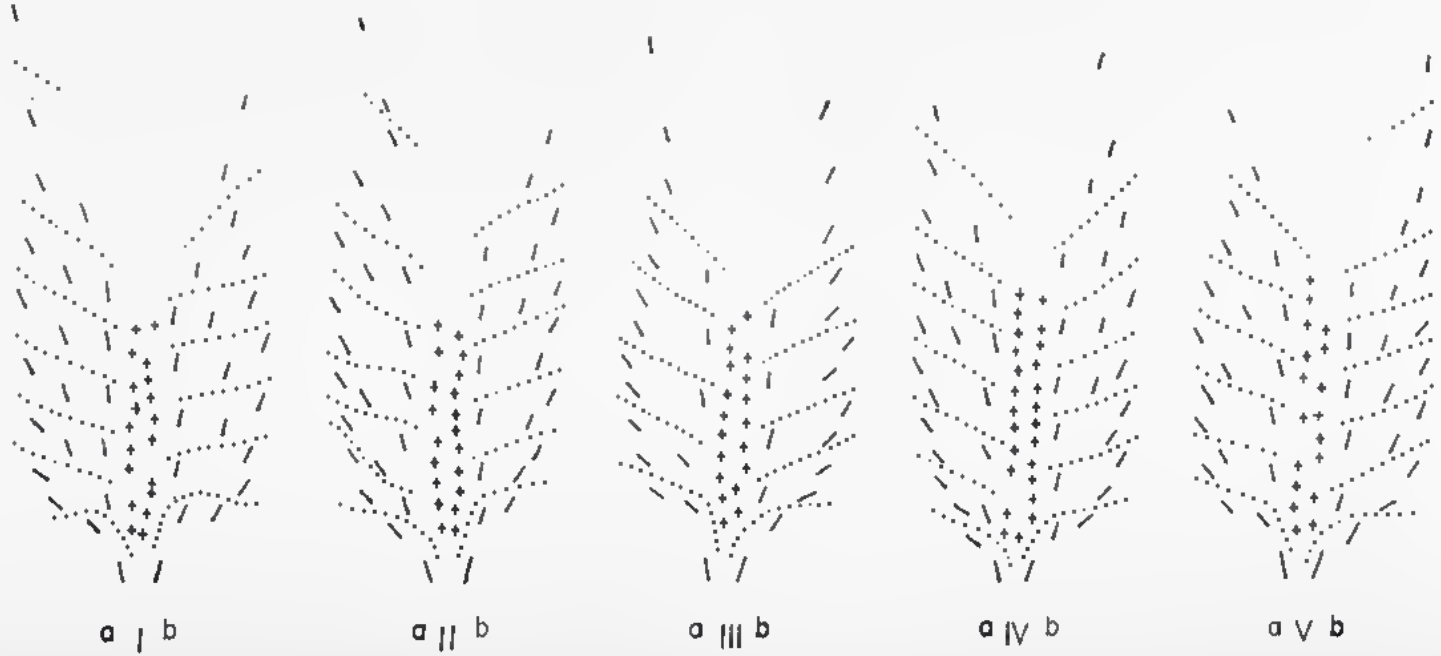


Fig. 61. — *E. kleini*, Oligocène, Bünde (Westphalie) (coll. Muséum, Paléont.) ; individu de 54,5 mm. — Phyllodes des ambulacres I à V (schémas) (les croix représentent les fossettes des sphérides ; la première fossette, impaire, a été représentée par deux croix) (x 9). (Les lettres « a » et « b » en gras désignent les colonnes de la première série (péristomienne bipore)).

Source : MNHN, Paris

On peut compter le nombre de pores internes et celui de triades dans les différents demi-ambulacres. Naturellement les nombres obtenus sont un peu contestables, ils dépendent de l'appréciation personnelle de l'observateur, en raison de la difficulté signalée plus haut à bien délimiter le phyllode, mais l'étude statistique devrait permettre d'atténuer cette cause d'erreur. Les résultats sont exposés dans le tableau IV (dans le décompte des pores internes, il n'est pas tenu compte de ceux qui entrent dans la constitution de la première triade ; les nombres de pores internes dans les quatre colonnes d'un ambulacre sont énoncés dans le tableau, de gauche à droite, de la même façon que ces colonnes sont disposées sur la figure 61).

Pour un *E. stellifera* de Blaye (Citadelle) (coll. J.R.), on obtient les résultats suivants (tableau V).

TABLEAU V

Ambulacre	I		II		III		IV		V	
Demi-ambulacre	*a*	b	*a*	b	a	*b*	*a*	b	a	*b*
Nombre de colonnes de pores	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Nombre de pores internes .	4	4	5	4	3	4	5	4	4	4
Nombre de triades	5	5	6	6	4	5	6	6	5	6

Dans les deux tableaux on remarque le nombre généralement plus grand de pores internes et de triades dans les colonnes de plaques de la première série (commençant par les péristomiennes bipores) et dans les ambulacres pairs par rapport à l'ambulacre impair. Ceci est une règle générale. Donc si on compare le phyllode chez deux spécimens, on doit comparer entre eux les mêmes ambulacres ou des ambulacres ayant la même structure : par exemple I, II, IV, dont les colonnes a appartiennent à la première série ; sinon il faut tenir compte de cela.

A l'examen du tableau V, on constate une certaine relation entre les nombres de pores internes et de triades, le dernier excédant le premier de une ou deux unités. Une différence de une unité est normale, puisque les pores buccaux ne sont pas compris dans le décompte des pores internes. L'autre unité correspond à un pore insuffisamment décalé vers la suture perradiale pour être qualifié d'interne, mais qui constitue cependant le point de départ d'une triade. En toute rigueur les nombres de pores internes et de triades ne devraient différer que d'une seule unité.

Dans le tableau IV, correspondant à une espèce où les pores sont sur trois colonnes, l'arrangement est beaucoup plus compliqué et une telle relation entre les nombres de pores internes et de triades ne se retrouve pas aussi distinctement, sauf pour l'ambulacre impair. Ici il faut considérer dans un demi-ambulacre la colonne de pores la plus interne, ce qui conduit à la correspondance suivante (tableau VI).

Il existe donc une relation analogue à celle trouvée précédemment.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VI

Ambulacre	I		II		III		IV		V	
Demi-ambulacre	*a*	b	*a*	b	*a*	*b*	*a*	b	a	*b*
Nombre de pores internes dans la colonne la plus interne	5	4	5	5	4	4	6	5	5	5
Nombre de trlades	7	6	7	7	5	5	7	7	6	7

B) VARIATION DU PHYLLODE A L'ÉTAT ADULTE

Après la variation à l'intérieur d'un individu, il convient d'examiner la variation à l'intérieur d'une espèce. On prend pour exemple *E. stellifera*, du Lutétien de Blaye, chez lequel les pores sont disposés sur deux colonnes dans chaque demi-ambulacre (fig. 62). Cependant on

FIG. 62. — *E. stellifera*, Lutétien, Blaye (Citadelle) (Gironde) (coll. Muséum, Paléont.); n° 6 dans le tableau VII. — Ambulacre III, phyllode (x 15).

trouve très fréquemment un ou même deux pores qui s'écartent des deux colonnes principales. Chez un exemplaire (n° 3 dans le tableau suivant) on a conclu à l'existence de trois colonnes de pores (en admettant qu'une suite de plus de deux pores constitue une colonne supplémentaire) dans les demi-ambulacres IIa, IIb, IVa, IVb et Va. Le nombre de triades dans ce cas exceptionnel reste comparable à celui des individus

Source : MNHN, Paris

normaux. Pour simplifier on a compté seulement le nombre de triades, qui donne une représentation suffisante de la structure du phyllode. Une statistique portant sur une vingtaine d'exemplaires est exposée dans le tableau VII.

TABLEAU VII

Ambulacre	I		II		III		IV		V	
Demi-ambulacre	*a*	b	*a*	b	a	*b*	*a*	b	a	*b*
Exemplaire n° 1	5	5	6	6	4	5	6	6	5	6
» n° 2	5	5	5	5	4	5	5	5?*	—	—
» n° 3	5	5	6?	6	5	6	6	6	6	5?
» n° 4	5	5	—	—	—	—	5	5	5	5
» n° 5	6	5	6	6	5	5	5	5?	5	5
» n° 6	5	5	5	5	4	5	6	5	5	6
» n° 7	5	5	—	—	4	4	5	—	—	—
» n° 8	6	6	6	5	4	5	6	5	5	6
» n° 9	6	6	5	5	4	5	6	5	5	6
» n° 10	6	5-6	6	6	4	5	7	6	6	6-7
» n° 11	5	5	5	5	4	4-5	6	5	5	5
» n° 12	5	5	5	5	4	5	6	5	5	6
» n° 13	6	6	6	5	4?	5	5-6	5	5	6
» n° 14	4	5	5	5	3?	4	5	5	5	5
» n° 15	5	5	6	6?	4	5	6	6	5	5-6
» n° 16	6	6	5	—	4	5	—	5	6	6
» n° 17	5	5	6	5	4	4	6	6	5-6	6
» n° 18	5?	5	5	6	4	4	5	5-6	5	5
» n° 19	6	6	6	6	5	5	6	6	6	6
» n° 20	—	—	4	4	—	—	5	4-5	4	4
» n° 21	5-6	6	—	—	—	—	6	6	5?	5?
» n° 22	—	—	5	5	4	4	5	5?	—	—
» n° 23	5	5	5	5	4	4	5-6	5	5	5
» n° 24	5	5	6	6	—	—	6	6	—	—
» n° 25	5	5	—	—	—	—	5	5	—	—
Nombre d'exemplaires ...	23	23	21	21	20	20	24	24	20	20
Moyenne	5,28	5,28	5,43	5,35	4,10	4,72	5,62	5,33	5,17	5,50

(*) Lorsqu'il y avait incertitude sur le nombre de triades, on a mis soit un ?, soit les nombres entre lesquels on hésite, nombres qui comptent pour leur moyenne.

On constate que le nombre de triades varie entre trois et sept, mais ces cas extrêmes sont rares, les nombres les plus fréquents étant cinq et six dans les ambulacres pairs et quatre et cinq dans l'impair. Le calcul des moyennes met en évidence le nombre de triades plus grand (ou égal) dans les demi-ambulacres de la première série et également dans les ambulacres latéraux II et IV par rapport aux ambulacres postérieurs I et V (et à l'impair naturellement), sauf pour le demi-ambulacre Vb.

C) ONTOGÉNIE DU PHYLLODE

L'ontogénie du phyllode a été étudiée récemment par Kier (1957) chez *E. fraasi*, puis chez *Rhyncholampas pacifica* (Kier 1962). Mais

Source : MNHN, Paris

on trouve déjà de nombreuses données sur *E. depressa* et *Conolampas sigsbei* dans les travaux d'A. Agassiz (à partir de 1872-1874). Le stade très jeune de ce dernier a été depuis longtemps décrit (Lovèn 1888, sous le nom de *Pygastrides relictus*).

Un individu très jeune d'*E. depressa* (4 mm), aux pores phyllodéens uniséries, et un adulte (15 mm) aux pores biséries, tels qu'ils ont été figurés par A. Agassiz (1904, pl. 61, fig. 3 et pl. 65, fig. 1), offrent entre eux un contraste saisissant (fig. 42 et 338), mais cet auteur n'a pas décrit tous les stades intermédiaires.

D'après Kier (1957, p. 851, fig.-texte 2), au cours du développement, le phyllode d'*E. fraasi* subit les transformations suivantes : les pores, uniséries, c'est-à-dire sur une seule colonne, à 4 mm, deviennent triséries (sur trois colonnes) à 95 mm ; le nombre de pores internes passe de

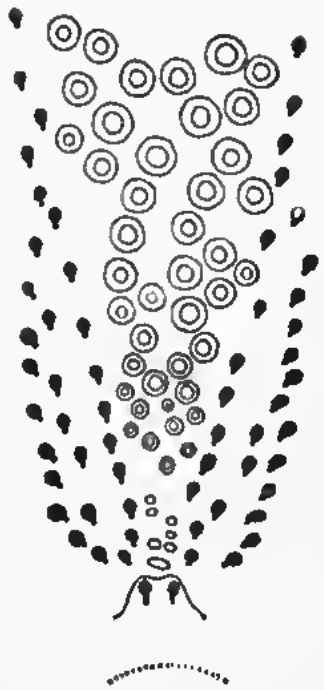


Fig. 63. — *E. africana*, Lutétien, Mokattam (Égypte) (coll. Muséum, Paléont.); exemplaire figuré par de Loriol (1880). — Ambulacre IV, phyllode (x 7,5).

zéro à 4 mm à quatre ou cinq à 73 mm ; à 6,9 mm se manifeste le premier indice de déplacement des pores vers la suture perradiale, à 38 mm il y a déjà quatre pores internes, à 95 mm le nombre de pores internes est beaucoup plus grand ; en même temps le nombre de triades passe de trois (à 10 mm) à huit (à 95 mm), comme cela ressort des figures données (on en trouve de neuf à dix chez l'espèce voisine, *E. africana* (fig. 63)). De plus il se forme des plaques réduites transversalement, ou demi-plaques internes, correspondant aux pores internes.

Source : MNHN, Paris

Des faits analogues sont rapportés en ce qui concerne *Rhyncholampas pacifica* actuel (Kier 1962, p. 183) : à 8,5 mm deux pores légèrement déplacés ; à 21 mm trois pores internes ; à 35 mm quatre ; à 55 mm six. Ils confirment les résultats tirés de l'étude d'*E. fraasi*.

Conolampas sigsbei présente à l'état adulte un phyllode plus complexe que celui d'*E. fraasi*. Dans chaque demi-ambulacre, les pores paraissent disposés sur plus de trois colonnes, ou du moins la colonne intermédiaire est-elle très irrégulière. Les pores sont très serrés et il est assez difficile d'y reconnaître les triades. Sur la figure donnée par A. Agassiz (1904, pl. 65, fig. 5) on en compte quinze dans l'ambulacre III. Chez le très jeune *C. sigsbei*, à 3,5 mm de longueur, les pores forment des séries simples, droites, du péristome à l'apex, sans aucun indice d'un quelconque déplacement vers la suture perradiale (Lovén 1888, p. 4, pl. 1, fig. 1 et 4, comme *Pygastrides relictus*). A noter qu'ils sont à tort qualifiés de géminés et considérés comme doubles par Lovén. Des stades plus âgés (4 mm et 12,7 mm) sont figurés par A. Agassiz (1872-1874, pl. 16, fig. 2 et 9, comme *E. depressa*). Ils montrent les mêmes pores unisériés.

Quelques espèces ont permis des observations concordantes :

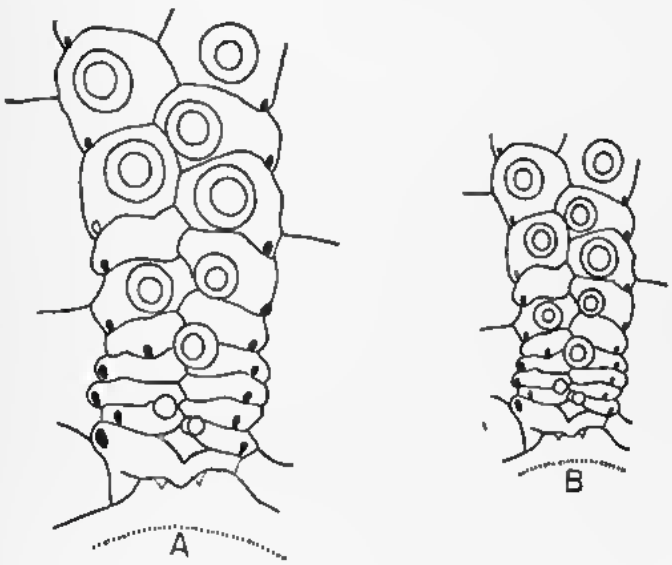


Fig. 64. — *E. silensis*, Lutétien, Callosa (Province d'Alicante) (coll. Colteau) ; individu de 16,6 mm. — Ambulacre IV, phyllode (pores buccaux masqués partiellement par le rebord péristomal). A : x 25 ; B : x 15.

E. silensis. — A 16 mm dans le demi-ambulacre IVa (appartenant à la première série), il y a deux colonnes de pores, deux pores internes et trois triades ; dans le demi-ambulacre IVb (deuxième série), il y a une colonne de pores, pas de pore interne (le pore décalé est anormal : c'est le troisième pore de la première triade au lieu d'être le premier pore de la deuxième triade, selon la règle), une seule triade (celle qui correspond au pore buccal) (fig. 64).

Source : MNHN, Paris

A 37,9 mm, dans les deux demi-ambulacres IVa et IVb, il y a deux colonnes de pores, deux pores internes et trois triades ; cependant dans le demi-ambulacre IVa le deuxième pore interne est plus proche de la suture perradiale que dans le demi-ambulacre IVb. De plus les pores apparaissent munis de larges péripodes (fig. 37).

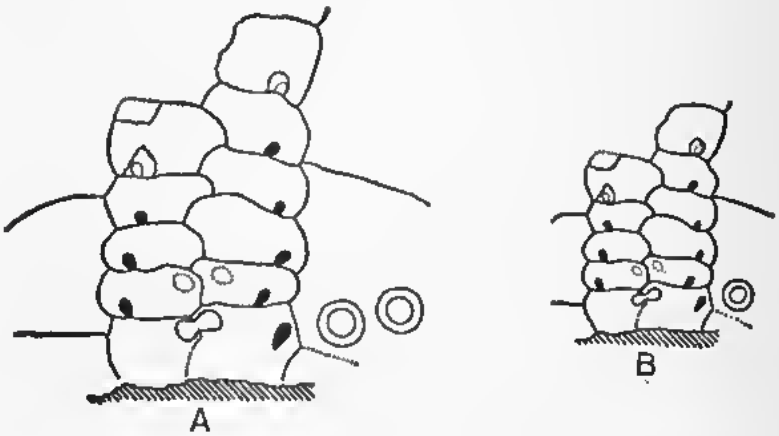


Fig. 65. — *E. leymeriei*, Lutétien, Monze (Aude) (coll. Lambert). — Ambulacre III, phyllode. A : x 20 ; B : x 15.

Le phyllode très simple du plus jeune individu, dans lequel l'ambulacre n'est ni élargi, ni déprimé à ce niveau, semble répondre exactement à la définition de l'hypophyllode donnée par Hawkins (voir chapitre « Région des phyllodes »). Chez l'adulte (à 37,9 mm) cette région de l'ambulacre mieux individualisée réalise un véritable phyllode, encore que les plaques ne soient pas sensiblement modifiées et qu'il ne se forme pas de demi-plaques internes.

Fig. 66. — *E. anceps*, exemplaire de la fig. 22. — Ambulacre IV, phyllode (x 15).

E. leymeriei. — Le phyllode est analogue. On observe une différence dans la morphologie des plaques entre 14,8 mm et 23,6 mm (fig. 38 et 65). Chez le plus jeune individu, aux pores génitaux déjà ouverts, les plaques du phyllode sont relativement hautes ; chez l'individu plus âgé elles sont plus larges que hautes.

Source : MNHN, Paris

E. anceps. — L'adulte atteint une taille comparable aux deux espèces précédentes, mais à 14,2 mm le phyllode est déjà beaucoup plus compliqué (fig. 66) : il y a quatre triades dans le demi-ambulacre de la première série et trois dans celui de la deuxième série (chez l'adulte il y en aura cinq à six).

Dans les exemples précédents on constate que les demi-ambulacres de la deuxième série sont moins avancés dans leur développement que ceux de la première série. Cela est en accord avec l'ordre d'apparition des péristomiennes, qui les fait classer précisément en plaques de la première et de la deuxième série.

Il est intéressant de comparer le développement du phyllode des *Echinolampas* à celui de l'ambulacre d'un Echinide Régulier, par exemple *Echinus miliaris* (Gordon 1926a, p. 310). On a noté plus haut (p. 52) que le phyllode des *Echinolampas* rappelait la structure ambulacraire du très jeune Régulier, dont il conserve aussi les pores simples. Au cours du développement l'ambulacre des *Echinolampas* subit des transformations analogues à celles d'*Echinus miliaris* : les pores, d'uniséries, deviennent trisériés (au degré de complication maximale) et se disposent en séries transverses presque horizontales (fig. 63) ; en même temps les plaques, de hautes, deviennent basses. Cependant il faut souligner que chez *E. miliaris* l'apparition des triades est très précoce. Chez *Echinolampas* les pores deviennent d'abord trisériés et il ne se forme pas de véritables triades

Valeur systématique

Des considérations exposées, découle l'intérêt de la structure du phyllode pour la systématique. C'est un caractère spécifique intéressant, parce que facilement appréciable et chiffrable. Parfois il suffit de savoir si les pores sont disposés sur deux ou trois colonnes pour distinguer deux espèces. C'est le cas par exemple pour deux formes actuelles assez voisines, *E. alexandri*, avec pores bisériés dans le phyllode, et *E. ovata*, avec pores trisériés. Cependant il convient de comparer entre eux les mêmes ambulacres et sur des individus adultes, comme on le fait d'ailleurs lorsqu'il s'agit des pétales.

D) VARIATION INTRAGÉNÉRIQUE

Dans ce qui précède on a vu que la structure du phyllode varie selon le radius et selon l'âge d'un individu, selon les individus à l'intérieur d'une espèce et bien entendu selon les espèces. A. Agassiz (1904, p. 118), comparant entre eux un *Echinolampas* et un *Conolampas*, notait déjà leur phyllode inégalement développé : celui du premier s'étendant jusqu'à la seizième ou dix-septième plaque (ce qui équivaut à cinq ou six triades), celui du dernier jusqu'à la quarantième plaque (ce qui équivaut à environ treize triades).

Source : MNHN, Paris

Il convient d'étudier la variation à l'intérieur du genre *Echinolampas* ou de la famille des Echinolampadidés. Kier (1962) a dégagé certaines lois concernant l'évolution du phyllode chez les Cassiduloïdes. Il note (1962, p. 9-10) que les genres de petite taille ont des phyllodes avec peu de pores (c'est-à-dire peu de triades), tandis que les genres de grande taille ont des phyllodes avec beaucoup de pores (c'est-à-dire beaucoup de triades).

Dans un genre comportant des formes de tailles aussi diverses que *Echinolampas*, il a été recherché si une telle règle pouvait s'appliquer aux espèces. On a donc procédé au décompte du nombre de triades dans chacune d'entre elles. Une statistique portant sur plus de 110 espèces a permis d'établir un tableau de corrélation (tableau VIII) et le diagramme de dispersion correspondant (fig. 67). Ceux-ci montrent une tendance

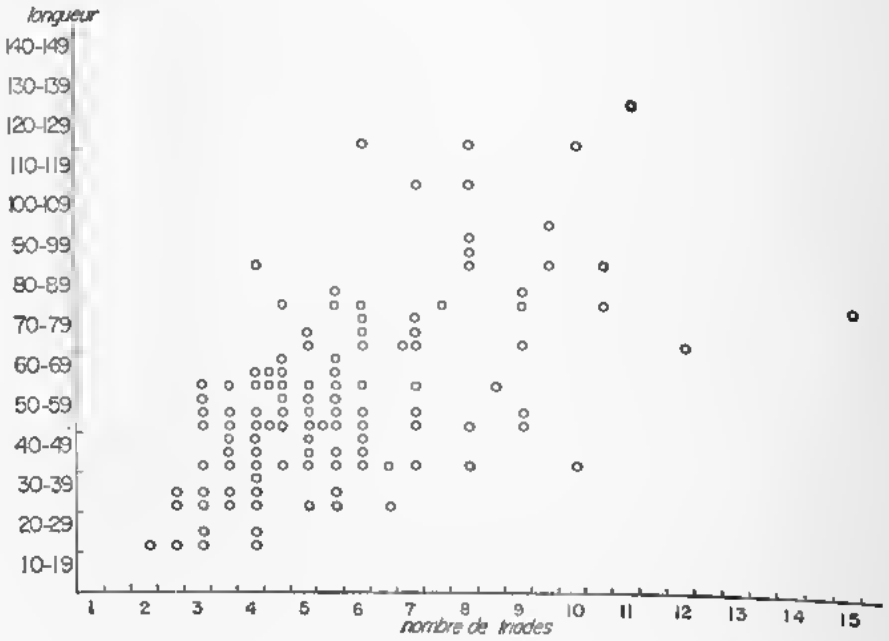


Fig. 67. — Diagramme de dispersion : nombre de triades en fonction de la longueur de la thèque (exprimée en mm), chez les *Echinolampas*.

des formes de petite et moyenne taille (moins de 80 mm) à avoir peu de triades (moins de sept) et inversement des formes de grande taille à en avoir beaucoup. Il semble bien qu'il s'agisse là d'une loi statistique.

On peut donner en exemple les phyllodes de deux espèces contemporaines de tailles très différentes : *E. leymeriei* et *E. africana*, de l'Eocène moyen (fig. 50 et 63). Le premier a trois triades, le dernier neuf triades.

Kier a étudié particulièrement l'évolution du phyllode dans deux genres. Il aboutit à des conclusions analogues dans l'un et l'autre. Chez *Pygurus* (1962, p. 8, tab. 3), du Bathonien au Cénomanien, les phyllodes étroits, avec de nombreux pores, passent à des phyllodes larges, avec

Source : MNHN, Paris

peu de pores. De même chez *Hardouinia* (Kier 1962, p. 146, tab. 7), du Turonien au Maestrichtien, les phyllodes d'abord étroits, à quatre colonnes de pores, deviennent larges, avec deux colonnes de pores seulement.

TABLEAU VIII

Nombre de triades	Longueur en mm				Total
	20-49	50-79	80-109	110-139	
1-3	13	7	0	0	20
4-6	22	32	5	2	61
7-9	2	12	8	3	25
10-12	1	1	2	2	6
13-15	0	0	1	0	1
Total	38	52	16	7	113

Il est intéressant d'examiner à ce point de vue le genre *Echinolampas* depuis son origine, à l'Eocène inférieur, jusqu'à l'époque actuelle. On a commencé par séparer les espèces en deux groupes, suivant qu'elles ont leurs pores bisériés ou trisériés dans le phyllode. Une statistique portant sur 110 espèces a conduit au tableau de contingence suivant (tableau IX).

TABLEAU IX

	Éocène	Oligocène + Aquitanien	Miocène	Pliocène — Actuel	Total
Pores bisériés	35	15	5	2	57
Pores trisériés	10	8	24	11	53
Total	45	23	29	13	110

On constate que les formes aux pores bisériés sont plus nombreuses au Paléogène et deviennent rares au Néogène. Inversement les formes aux pores trisériés sont plus abondantes au Néogène qu'au Paléogène.

Poussant un peu plus loin l'analyse, on a étudié la variation du nombre de triades en fonction de l'ancienneté géologique. On remarquera, à ce propos, que le nombre de triades est en relation étroite avec le nombre de colonnes de pores dans chaque demi-ambulacre (pores bisériés ou trisériés) : on obtient le tableau X (d'après 110 espèces).

On voit que les espèces aux pores bisériés ont toutes (sauf une) au plus six triades, mais que les espèces ayant de quatre à douze triades ont toutes (sauf une) des pores trisériés.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU X

	Nombre de triades				
	1-3	4-6	7-9	10-12	Total
Pores bisériés	21	42	0	1	64
Pores trisériés	1	16	24	5	46
Total	22	58	24	6	110

Les résultats concernant les nombres de triades portent sur 112 espèces, appartenant aux genres ou sous-genres *Echinolampas*, *Hypsoclypus*, *Conolampas*. Ils ont été groupés en un diagramme de dispersion (fig. 68) et un tableau de contingence (tableau XI).

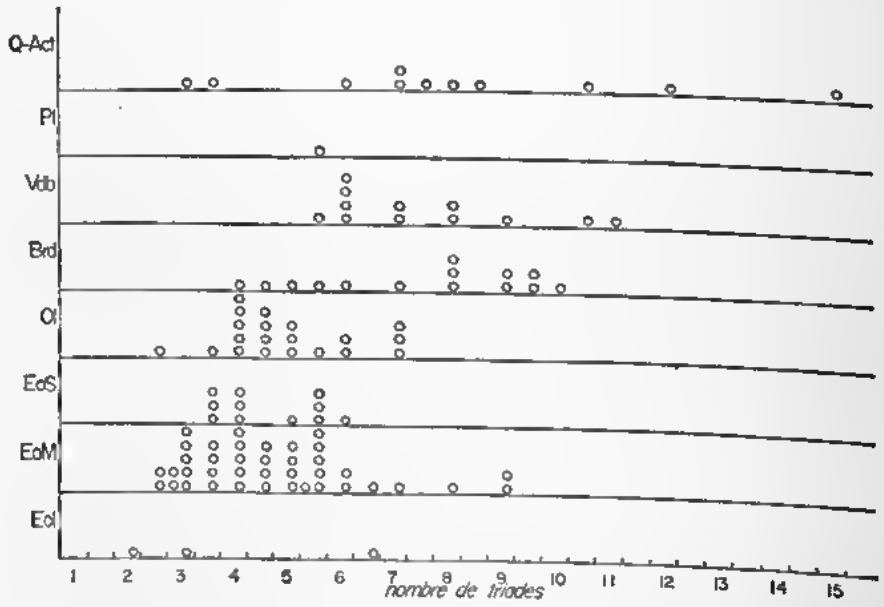


FIG. 68. — Diagramme de dispersion : nombre de triades en fonction de l'âge géologique, chez les *Echinolampas* (EoI : Eocène inférieur ; EoM : Eocène moyen ; EoS : Eocène supérieur ; Ol : Oligocène ; Brd : Burdigalien ; Vdb : Vindobonien ; Pl : Pliocène ; Q-Act : Quaternaire-époque actuelle).

TABLEAU XI

Nombre de triades	Éocène inf. et moyen	Éocène sup. — Oligocène	Miocène	Pliocène — Actuel	Total
1-3	14	5	0	2	21
4-6	23	23	11	2	59
7-9	4	3	13	5	25
10-12	0	0	4	2	6
13-15	0	0	0	1	1
Total	41	31	28	12	112

Source : MNHN, Paris

Ils montrent, malgré certaines exceptions, une prédominance d'espèees avec peu de triades (par exemple moins de sept) au Paléogène et inversement d'espèces à triades plus nombreuses au Néogène et à l'époque actuelle (fig. 136, p. 262).

On en conclut qu'il y a une évolution de phyllodes simples vers des phyllodes compliqués, par l'augmentation du nombre des colonnes de pores et la multiplication du nombre des triades. Il y a donc une loi de complexité croissante du phyllode au cours des temps géologiques (Tertiaire-Quaternaire).

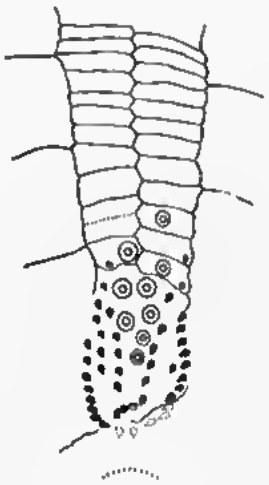


FIG. 69. — *E. angulata*, Burdigalien, Tercan (Anatolie) (coll. Muséum, Paléont.). — Ambulacre IV, face orale (pores ambulacraires de la région intermédiaire omis) (x 6).

Une illustration peut en être donnée. On compare les phyllodes de deux espèces de tailles voisines, mais d'époques éloignées, soit par exemple *E. leymerici*, du Lutétien inférieur (fig. 50), et *E. angulata*, du Burdigalien (forme typique, de petite taille) (fig. 69). Le premier présente des pores bisériés formant trois triades, le dernier des pores trisériés formant sept triades. Les phyllodes diffèrent donc par leur structure, mais leurs allures générales contrastent aussi l'une avec l'autre : celui d'*E. angulata* apparaît beaucoup plus élargi, comme dilaté.

De la même façon il y a une grande distance entre *E. beaumonti* du Priabonien (fig. 29 et 70), à phyllode simple, étroit, et *E. scutiformis* du Miocène (fig. 71), à phyllode complexe, dilaté. Ces espèces atteignent des dimensions comparables.

Les lois exposées plus haut ont une valeur statistique. En effet à une même époque peuvent exister des espèces à phyllodes diversement constitués. A l'Eocène inférieur *E. humei*, aux triades peu nombreuses (trois) (fig. 54), s'oppose à *E. bolbriopygoides*, aux triades nombreuses (six à sept) (fig. 72). Ces formes anciennes apparaissent donc comme très inégalement évoluées. Cela inciterait à les placer sur des lignées différentes.

Source : MNHN, Paris

La structure du phyllode est relativement homogène à l'intérieur de la famille *Echinolampadidae*, la plupart des espèces ne différant que par le nombre de colonnes de pores et le nombre de triades, sans qu'on puisse mettre en évidence des groupes d'espèces se distinguant par les caractères de leurs phyllodes. Le sous-genre *Hypsoclypus* fait toutefois exception. Le phyllode de l'espèce-type, *H. semiglobus*, aux pores très nombreux, disposés sur trois colonnes par demi-ambulacre, est surtout

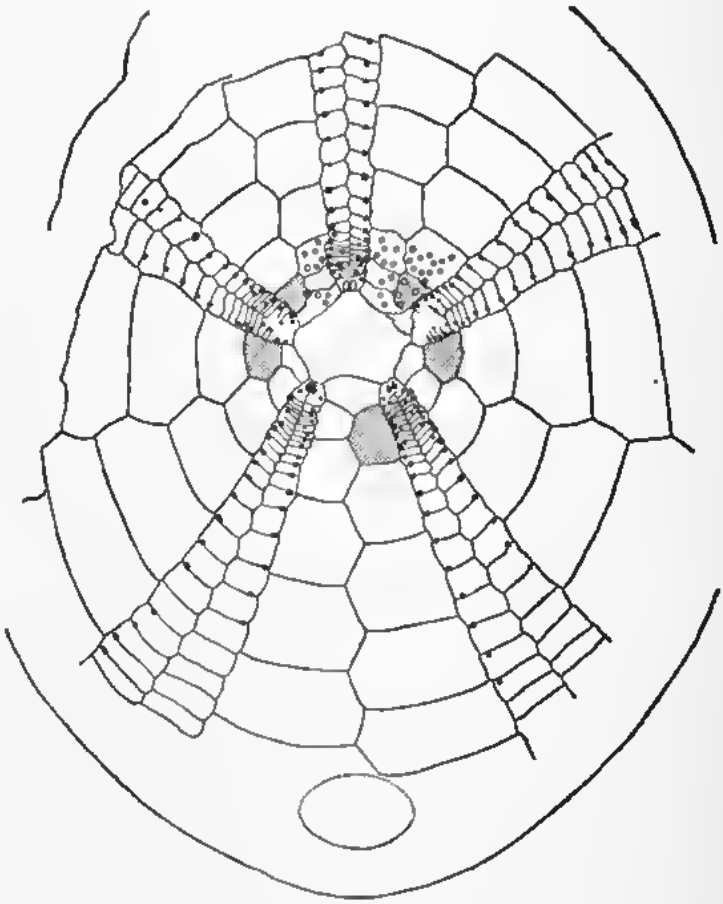
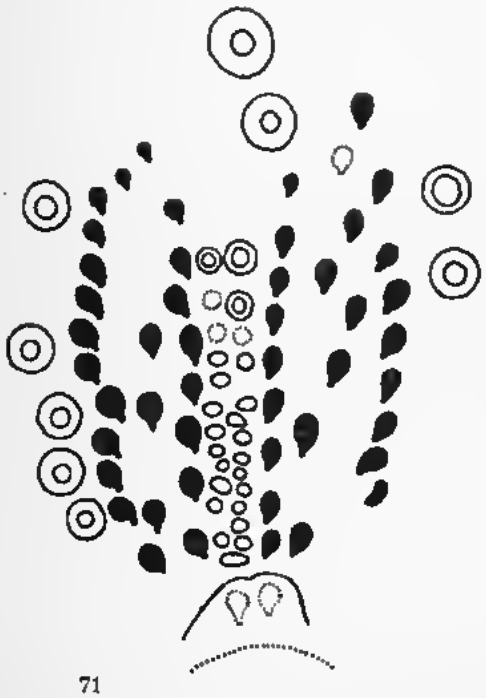


FIG. 70. — *E. beaumonti*, exemplaire de la fig. 29. — Face orale (x 2). (en grisé : les plaques interambulacraires n° 2 les plus grandes).

remarquable par son aspect général (fig. 96). Au lieu de correspondre en quelque sorte à une dilatation brusque de l'ambulacre, qui rappelle parfois la forme d'une lyre (exemples : fig. 62 et 63), le phyllode se manifeste par un élargissement progressif, en biseau, et ensuite garde des bords presque parallèles ou s'évasant très peu. Les pores sont disposés très régulièrement et occupent une largeur à peu près constante dans la région moyenne du phyllode. Un espace médian perradial, d'une largeur uniforme, existe entre les colonnes internes des deux demi-ambulacres.

Source : MNHN, Paris

Chez d'autres espèces d'*Hypsoclypus* on retrouve une structure analogue. Ainsi *H. plagiosomus*, qui à certains égards n'apparaît pas comme un *Hypsoclypus* très typique, montre un phyllode comparable dans ses grands traits à celui d'*H. semiglobus* (fig. 73). Un *Hypsoclypus sp.*, de très petite taille, présente aussi un phyllode caractéristique (fig. 74).



71

72

Fig. 71. — *E. scutiformis*, exemplaire de la fig. 25. — Ambulacre IV, phyllode (x 15).

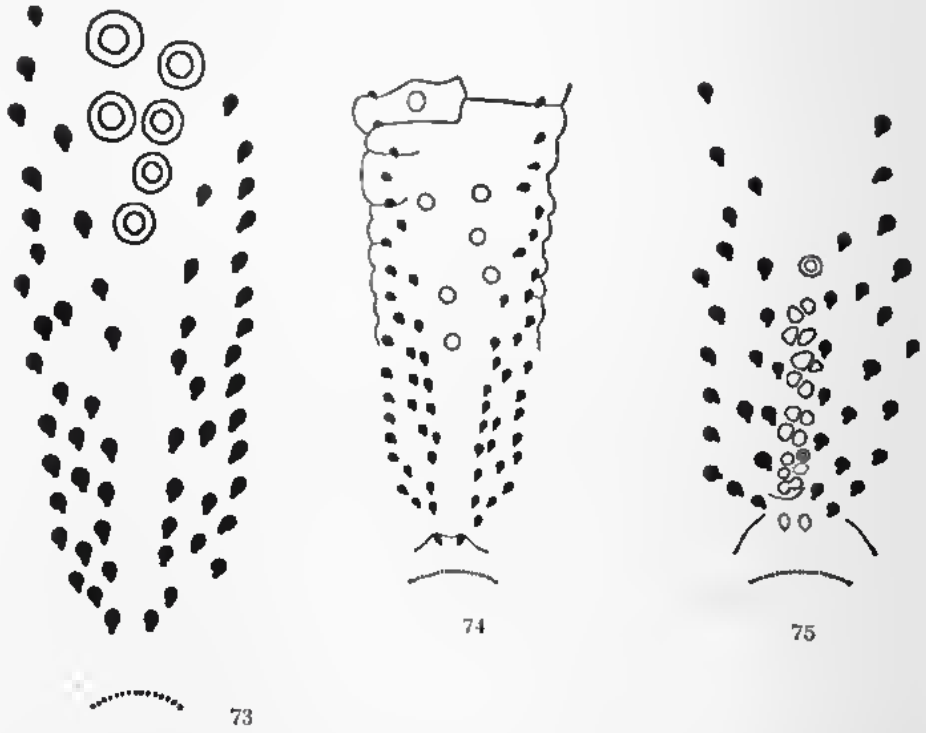
Fig. 72. — *E. bothriopygoides*, Yprésien (?), Pays de Skoura (Maroc) (coll. Lambert) ; individu de 17,7 mm. — Ambulacre IV, phyllode (x 20).

Au point de vue phylogénique, au début de ses recherches, Hawkins (1911, p. 264) avait trouvé dans la structure trisériée des pores phyllodéens, des arguments pour faire remonter *Echinolampas* à un ancêtre Echinobrissidé.

Le rôle sensoriel et préhensile des podia phyllodéens a été étudié précédemment (p. 66). Il reste à examiner, à la lumière des faits biologiques, la signification des transformations subies par le phyllode. Il semble bien que l'acquisition d'un plus grand nombre de pores, donc de podia, d'où résulte une complication du phyllode, représente un avantage pour l'oursin. Il y a augmentation du nombre de pores : s'ils restaient sur une seule série linéaire, comme on le voit dans les stades jeunes, ils se gêneraient mutuellement. Il s'ensuit leur écartement progressif par rapport à la colonne externe, jusqu'à former des colonnes secondaires et occuper dans chaque demi-ambulacre tout l'espace libre, d'abord entre la colonne de pores adradiale et la colonne des sphérides (perradiale) (phyllode à quatre colonnes de pores) (fig. 62), ensuite

Source : MNHN, Paris

entre la colonne de pores adradiale et la colonne de pores adjacente à celle des sphérides (phyllode à six colonnes de pores) (fig. 75).



73 74 75

Fig. 73. — *E. (Hypsoclypus) plagiosoma*, Burdigallen, Corse (coll. Muséum, Paléont., Peron). — Ambulacre IV, phyllode (x 7,5).
Fig. 74. — *E. (Hypsoclypus) sp.*, Miocène, Palazzo (Italie du sud) (coll. Institut A. de Lapparent). — Ambulacre V, phyllode (x 7,5).
Fig. 75. — *E. kleini*, Oligocène, Bünde (Westphalie) (coll. Muséum, Paléont.). — Ambulacre III, phyllode (x 7,5).

Le perfectionnement du phyllode semble constituer un caractère d'adaptation au milieu, sans doute en rapport avec le mode de vie fouisseur des Echinolampadidés.

Résumé. — Dans les phyllodes, les nombres de pores internes et de triades sont plus grands pour les demi-ambulacres de la première série et dans les ambulacres pairs. Le nombre des triades excède d'une unité celui des pores internes.

Le nombre de triades représente de façon satisfaisante la structure du phyllode. Il varie dans des limites assez étroites à l'intérieur d'une espèce. Au cours de l'ontogénie, les pores phyllodéens de unisériés deviennent trisériés ; il se forme des demi-plaques internes. Les demi-ambulacres de la deuxième série sont en retard sur ceux de la première série. La structure du phyllode fournit un caractère spécifique intéressant.

Quelques lois statistiques concernant les phyllodes sont dégagées. Les espèces de petite taille ont généralement des phyllodes avec peu de triades, les espèces de grande taille des phyllodes avec beaucoup de triades. Le nombre de colonnes de pores d'un demi-ambulacre est en relation étroite avec le nombre de triades. Les espèces à pores bisériés ou à phyllodes avec peu de triades prédominent au Paléogène, les espèces à pores trisériés, ou à phyllodes à triades nombreuses, au Néogène et à l'époque actuelle. En résumé, il y a une loi de complexité croissante des phyllodes au cours des temps géologiques (Tertiaire-époque actuelle). Cependant il peut exister à la même époque des espèces à phyllodes inégalement évolués.

La multiplication des pores et la complication des phyllodes sont interprétées comme des avantages pour l'Oursin.

Source : MNHN, Paris

VIII. — RÉGION INTERMÉDIAIRE DE L'AMBULACRE

Cette région a été définie plus haut (p. 21). Il reste à justifier le qualificatif d'intermédiaire. Certains auteurs emploient à juste titre celui de non-pétaloïde, mais en toute rigueur il englobe aussi le phyllode. On a donc choisi le terme de région intermédiaire pour préciser que le phyllode n'y est pas compris.

Délimitation.

Du côté du phyllode la délimitation de la région intermédiaire n'est pas très facile. La question a été traitée précédemment, au chapitre « Phyllodes ». Du côté des pétales la limite apparaît plus tranchée. Cependant lorsque les branches d'un pétale sont de longueurs différentes, ce qui est presque la règle chez les Echinolampadidés, la région des pétales et la région intermédiaire sont disposées côte à côte le long de l'ambulacre, dans la partie de celui-ci où coexistent une zone porifère pétaloïde et une zone porifère non pétaloïde obsolète (fig. 18). Il a déjà été fait allusion à cette structure (p. 34 et 56), qui découle d'un stade précoce de l'ontogénie (voir p. 29).

A) MORPHOLOGIE DES PLAQUES CONSTITUTIVES

On sait que, dans la région intermédiaire, les pores deviennent minuscules et nécessitent un examen très attentif de la thèque pour être discernés. Cette région se caractérise donc par ses plaques en apparence dépourvues de pores. Si des dessins de détail des pétales et des phyllodes, montrant les plaques constitutives, ont été assez souvent donnés dans la littérature, il n'en est pas de même pour le reste de l'ambulacre, qui ne figure généralement que de façon très partielle, dans le prolongement des différenciations précédentes. Le mérite d'avoir représenté le premier un ambulacre dans son intégralité, depuis l'apex jusqu'au péristome, semble être revenu à Bernard (1895, fig. 119 F : *E. ovata*) (fig. 76). Il s'agit de l'aspect à la face interne de la thèque, ce que ne précise pas cet auteur. Ce dessin a été reproduit, légèrement modifié, par Moret (1940, fig. 67 A). A. Agassiz (1904, pl. 65, fig. 3) donne à son tour une vue interne de l'ambulacre impair chez *E. depressa*. Ces figures montrent que la région intermédiaire comporte des plaques moins basses que celles des pétales et des phyllodes.

Les Echinolampadidés fossiles offrent parfois l'occasion d'étudier les plaques de leurs ambulacres à la face externe de la thèque (fig. 34, 69, 70, 77, 78, 80, 104) ou même à la face interne (fig. 35 et pl. XII, fig. 7). On voit que celles-ci présentent une disposition générale assez constante : elles deviennent plus hautes en s'éloignant du phyllode, puis retournent à l'état d'assules très basses en approchant de l'ambitus. Cependant les modalités sont assez diverses.

Source : MNHN, Paris

Dans un même individu la disposition des plaques varie évidemment au cours du développement. Cependant, il semble que le stade à partir duquel la croissance intercalaire prend le pas sur la production de nouvelles plaques soit atteint assez précocement. Dès lors les changements dans la morphologie des plaques s'atténuent.

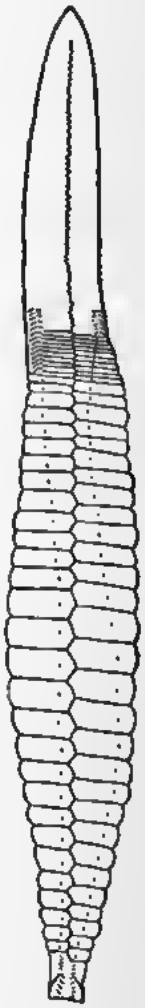
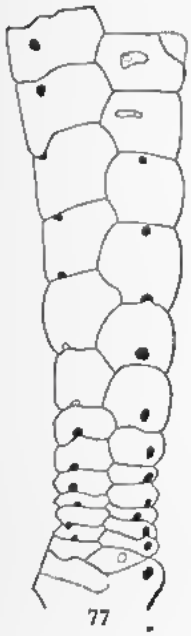


FIG. 76. — *E. ovata*, époque actuelle (d'après BERNARD 1895, fig. 119 F, légèrement modifiée, grossie une fois et demie). — Ambulacre III (?), vu de l'intérieur (dans la région pétaloïde, les pores et les limites des plaques n'ont été représentés que dans la partie distale).

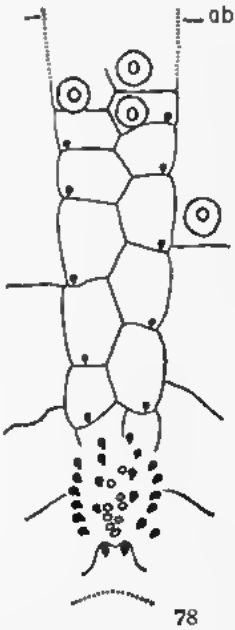
La variation selon les ambulacres chez un même exemplaire ne semble pas très notable, comme le montre par exemple *E. beaumonti* (fig. 70). Cependant, chez un *E. anceps conica* (coll. Gorodiski n° 809) le développement des plaques très hautes dans les ambulacres latéraux II et IV est moindre que dans les ambulacres postérieurs I et V et surtout dans l'ambulacre impair III (fig. 78). Des observations analogues ont été faites sur un *E. barcinensis* (coll. Dubertret, n° S 10 h 910) et quelques autres espèces. Cela demanderait à être généralisé par une étude plus étendue. Cependant on peut rapprocher ces faits de ce qu'a noté HAWKINS

Source : MNHN, Paris

(1920b, p. 395) chez *Apatopygus*. Dans ce genre de Cassiduloïde, cet auteur a décrit une disposition des plaques qu'il qualifie de « pyrinid plating ». Elle se rencontre sur presque toute l'étendue de l'ambulacre



77



78

FIG. 77. — *E. cf. leymeriei*, Lutétien inférieur, Monfalco (Catalogne) (coll. Lambert); exemplaire figuré par LAMBERT (1927). — Ambulacre V, face orale (x 10).

FIG. 78. — *E. anceps conica*, Lutétien, Pougnar (Sénégal) (coll. Gorodiski, n° 809). — Ambulacre III, face orale (x 6). (ab : ambitus).

impair, ne s'étend pas au-dessus de l'ambitus dans les ambulacres postérieurs et ne semble pas atteindre la région pétaloïde dans les ambulacres latéraux. Chez *Plagiochasma* (= *Trematopygus*), MELVILLE (1952) note de la même façon que, à la face orale, les plaques sont disposées selon un mode pyrinide ; dans les ambulacres postérieurs il y a groupement des plaques seulement, tandis que dans les ambulacres latéraux et impair quelques demi-plaques apparaissent.

On peut considérer la plus grande complexité de la structure des plaques (« pyrinid plating ») comme dénotant un degré d'évolution plus avancé. Dans les deux derniers exemples, les ambulacres apparaissent alors comme de plus en plus évolués en allant des postérieurs vers l'impair. Chez les Echinolampadidés il n'en irait pas tout à fait de même, les ambulacres latéraux étant assurément plus évolués que les postérieurs, mais ceux-ci l'étant eux-mêmes plus que l'impair.

On doit rappeler ici pour mémoire l'asymétrie que présentent parfois dans un même ambulacre les deux colonnes de plaques au voisinage de l'extrémité distale des pétales (voir p. 34).

Il est difficile d'étudier, d'une façon systématique, la variation de la morphologie des plaques à l'intérieur d'une population, en raison du petit nombre de spécimens convenablement érodés ou suffisamment

Source : MNHN, Paris

frais se prêtant à une telle étude. On procède donc par recoupements. Chez *E. burdigalensis*, une collection recueillie à Couquèques (Gironde) (coll. J.R.) ne montre pas de variation notable.

De là il faudrait passer à la comparaison de deux ou plusieurs populations de la même espèce.

La variation selon les espèces apparaît avec beaucoup plus d'évidence. Que l'on compare par exemple *E. anceps conica* (fig. 78), aux plaques très hautes, avec *E. angulata* (fig. 69), aux plaques basses, la différence est manifeste. Etant donné la grande diversité de formes chez les Echinolampadidés, cela ne doit pas surprendre. Cependant abstraction faite de la question de la morphologie générale, on a examiné le plus grand nombre d'espèces possible, au point de vue de la présence ou de l'absence de plaques aussi hautes que larges (ou plus hautes que larges) dans la région intermédiaire de leurs ambulacres. Les espèces sont considérées comme pourvues de plaques hautes ou de plaques basses. Elles sont réparties suivant leur âge géologique. On obtient le tableau de contingence suivant (tableau XII).

TABLEAU XII

	Éocène	Oligocène + Aquitanien	Miocène	Pliocène — Actuel	Total
Plaques hautes	26	10	5	3	44
Plaques basses	15	5	15	1	36
Total	41	15	20	4	80

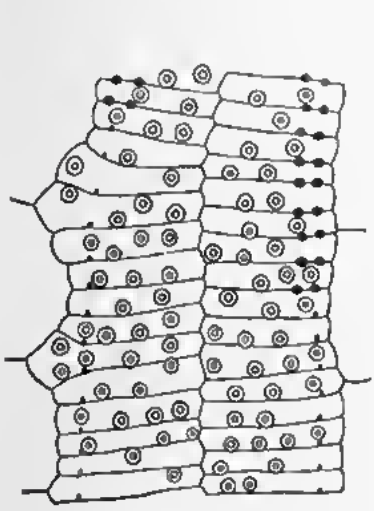
Le tableau montre qu'il y a prédominance d'espèces à plaques hautes au Paléogène et d'espèces à plaques basses au Néogène et à l'époque actuelle. Ce résultat statistique inciterait à penser qu'une évolution se manifeste dans le sens d'une réduction de la hauteur des plaques, dans la région intermédiaire de l'ambulacre. En général, on pourra donc considérer les espèces dont les ambulacres présentent des plaques hautes en assez grand nombre, sur une certaine longueur, comme correspondant à des formes relativement primitives, et vice-versa.

La question se pose alors de la signification et du mécanisme d'une telle évolution. Elle sera examinée plus loin à la lumière de ce qui suit.

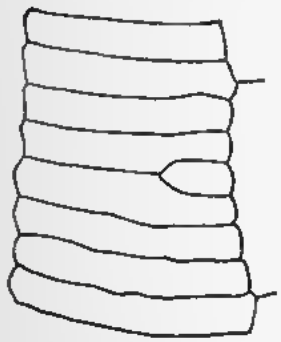
Poursuivant l'analyse de la morphologie de l'ambulacre, on a étudié particulièrement la région proche de l'extrémité distale des pétales. Selon que ceux-ci sont largement ouverts ou au contraire tendent à se fermer, la structure de la thèque doit être différente : dans le premier cas l'ambulacre conserve une largeur sensiblement constante sur toute l'étendue considérée, tandis que dans le dernier cas il se rétrécit au niveau de l'extrémité du pétale, pour s'élargir à nouveau dans la région intermédiaire. C'est effectivement ce que l'on observe, par exemple, respectivement, chez *E. scutiformis* ou chez les *Hypsoclypus*, à pétales complètement ouverts (fig. 79), et chez *E. florescens* ou *E. rogeri*, à pétales lancéolés (fig. 80).

Source : MNHN, Paris

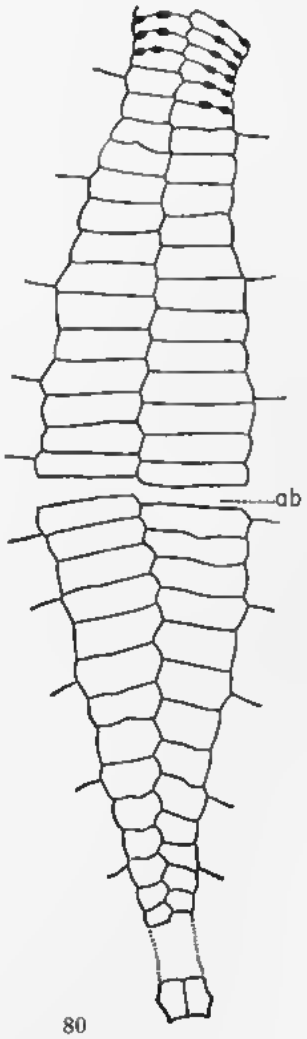
En rapport avec ces deux modalités des pétales, on constate des différences dans la structure des plaques situées au-delà de la région pétaloïde. Chez les espèces à pétales peu ouverts, les plaques sont relativement hautes par rapport à leurs dimensions transversales et bien distinctes à cet égard des plaques de la région pétaloïde. Chez les espèces à pétales largement ouverts, les plaques sont très basses et, en dehors de la présence de pores simples, minuscules, se distinguent mal de celles qui les précèdent adapicalement. Dans le premier cas il y a une brusque



79



81



80

Fig. 79. — *Echinolampas sp.*, Miocène, Corse (coll. Muséum, Paléont., Peron). — Ambulacre I : région pétaloïde, partie distale ; région intermédiaire, partie proximale (x 4).

Fig. 80. — *E. florescens*, exemplaire de la fig. 20. — Ambulacre I, région non pétaloïde (pores de la région non pétaloïde omis) (x 4). (ab : ambitus).

Fig. 81. — *E. delorenzoi*, Oligocène, El Hélianié (Syrie) (coll. Dubertret, n° d 209). — Demi-ambulacre IIb, région intermédiaire, face apicale (pores omis) (x 10).

Source : MNHN, Paris

interruption de la structure ambulacraire des pétales, dans le dernier il y a en somme continuité entre la région pétaloïde et la région intermédiaire.

Chez *Echinocardium*, Hawkins (1916, p. 104) a émis une hypothèse intéressante relative au mode de croissance des plaques. Dans ce genre l'ambulacre impair est constitué par plusieurs sortes de plaques : les unes très basses, comprenant de nombreuses plaques réduites, dans la partie proximale ; d'autres toutes primaires et devenant un peu plus hautes en approchant de l'ambitus ; enfin d'autres très hautes à la face orale. Hawkins admet que les plaques situées à l'ambitus ou sous celui-ci ont déjà acquis le caractère statique des grandes plaques de la face orale des Spatangidés. Elles forment ainsi une barrière pour les plaques plus petites, situées adapicalement. Celles-ci subissent en sens inverse la pression de croissance exercée par les plaques nouvellement apparues au niveau de l'apex. Il en résulte la tendance des plaques à se presser les unes contre les autres, en sorte que certaines d'entre elles deviennent des plaques réduites.

De la même façon, chez *Clypeaster*, Hawkins envisage l'existence, à l'extrémité adorale des pétales, d'une barrière semblable, qui expliquerait l'apparition de plaques réduites dans les pétales.

On peut appliquer des considérations analogues au cas des ambulacres d'*Echinolampas*. On comprend alors que, au-dessous de pétales fermés, on trouve des plaques relativement hautes, tandis que, à la suite de pétales largement ouverts, on en trouve de semblables à celles des pétales eux-mêmes. Cependant on doit remarquer que les espèces à pétales qu'on peut qualifier de vraiment fermés, c'est-à-dire dont les zones porifères sont très proches l'une de l'autre à leur extrémité distale, sont assez rares dans le genre *Echinolampas*. Elles semblent particulièrement fréquentes dans le groupe des *Echinolampas* à faciès d'*Echinanthus* ou *Echinolampas* libyco-sénégalais, comme les a désignés Lambert (1935a, p. 364-365), qui rentrent dans la section *Isolampas*.

De temps à autre il apparait des demi-plaques dans la région intermédiaire, comme on a vu le fait se produire pour la région des pétales (p. 44). Un *E. delorenzoi* (coll. Dubertret) présente, près de l'extrémité distale de son pétale II, une demi-plaque externe manifeste (fig. 81). On peut l'interpréter, à la suite de Hawkins (1926), comme le vestige d'un stade intermédiaire, habituellement sauté dans le développement des Echinolampadidés (voir p. 35).

C'est ici le lieu de signaler un trait de structure qui se rencontre particulièrement dans la région intermédiaire de l'ambulacre. Il arrive que celui-ci dessine comme de larges festons entre les plaques interambulacraires, un peu à la manière des Cidaridés (voir par exemple *Cidaris taouzensis* : Termier et Termier 1953, p. 889, fig. 127). En effet, au niveau des sutures transversales des plaques interambulacraires, la suture adradiale tend à s'incurver de part et d'autre et la plaque ambulacraire en contact avec cette suture transversale se développe adradialement un peu plus que les autres plaques. Cette structure se manifeste avec beaucoup d'évidence chez un *Echinolampas sp.*, du Miocène de Corse (fig. 79), où elle revêt l'apparence d'une anomalie.

Source : MNHN, Paris

Là, dans les deux ambulacres postérieurs I et V, au-delà de la région pétaloïde, les sutures adradiales internes (et aussi externe dans l'ambulacre V) présentent des angles saillants par rapport à l'interambulacre impair, et plusieurs plaques peuvent prendre part à cette structure. Celle-ci à vrai dire existe déjà au niveau des pétales, mais peu développée.

D'autres spécimens montrent des faits analogues : ainsi l'*E. vidali* naguère figuré par Darder Pericas (1945, pl. 2, fig. 727) sous le nom de *Stegaster novoi*, vraisemblablement par suite d'une erreur matérielle (coll. Lambert n° 297) ; l'échantillon décrit comme *E. acuminata* par Pinar et Roman (1953, p. 175, pl. 1, fig. 3-3a) (coll. Muséum, Paléont.). Ici une telle structure intéresse aussi la région intermédiaire et atteint un degré plus faible.

A un stade peu avancé du développement, la structure en question se rencontre chez diverses espèces : *E. silensis* (fig. 18 et 19), *E. cf. anceps* (fig. 23). Faut-il voir là un caractère ancestral, conservé dans la précoce ontogénie et principalement dans la région intermédiaire de certaines espèces peu évoluées ?

Hawkins (1920a, p. 384, pl. 61, fig. 14) a attiré l'attention sur le tracé sinueux de l'aire ambulacraire de certains genres du Carbonifère, notamment *Archaeocidaris*. Ces ambulacres « archaeocidaroïdes » se retrouvent chez les Cidaridés post-paléozoïques. Cet auteur admet avec vraisemblance que par rapport à des ambulacres au tracé rectiligne cette structure assure une plus grande solidité à la thèque. Il n'est pas sans intérêt de remarquer que chez les espèces d'*Echinolampas* adultes précédemment citées, de même que chez *E. sp.*, les pétales sont largement ouverts et la région intermédiaire en continuité avec la région pétaloïde. Les ambulacres apparaissent donc presque uniformes sur une grande partie de leur étendue et ainsi relativement semblables à ceux des Cidaridés. Est-il permis alors d'interpréter leur allure festonnée comme la réapparition d'un caractère ancestral ? En ce qui concerne l'analogie entre le « pétale » impair d'*Echinocardium*, actuellement vivant, et l'ambulacre de *Lovenechinus*, carbonifère, Hawkins (1920a, p. 384) parle d'atavisme imparfait chez une forme gérontique. Si l'on admet une hypothèse de cette nature, on est conduit à envisager la possibilité de phénomènes de néoténie.

B) PORES PODIAUX

Dans la région intermédiaire on ne peut plus parler de zones porifères. Les pores podiaux sont devenus minuscules et d'aspect très différent de ceux des pétales. Ils s'ouvrent sur la suture adorale des plaques, non loin de la suture adradiale. Ils font suite aux colonnes de pores externes de ceux-ci (fig. 14 et 79) (tout en les précédant ontogéniquement). Ce fait est bien mis en évidence sur la figure donnée par Kier (1957, p. 850, fig. 2a), concernant un stade précoce de l'ontogénie chez *E. fraasi* : là les pores de la région intermédiaire succèdent à des zygopores encore peu différenciés et sont disposés en continuité avec le pore externe de la paire. Chez le genre *Plesiolampas*, considéré comme voisin d'*Echino-*

Source : MNHN, Paris

lampas, MORTENSEN (1948b, p. 314) prétend que c'est la colonne de pores internes qui se poursuit au-delà de la région pétaloïde. Cette assertion semble contestable.

A la face orale il arrive que les péripodes, au fond desquels s'ouvrent les pores, soient des fossettes assez profondes, qui se poursuivent assez loin au-delà des phyllodes. Chez *E. crassa*, MORTENSEN (1948b, p. 294) signale que les fossettes des pores restent visibles jusqu'à mi-chemin du bord de la thèque. D'autres espèces, placées aussi dans la section *Palaeolampas*, telles que *E. fraasi*, montrent le même caractère. D'autres fois il y a formation de véritables sillons ambulacraires continus, plus ou moins accentués, au fond desquels sont situés les pores, et qui rendent ainsi très évidentes les limites entre les ambulacres et les interambulacres. C'est le cas chez les *Hypsoclypus*, notamment chez *H. semiglobus* (fig. 94), où les sillons se poursuivent jusque vers la limite de la zone basicoronale. Cela se rencontre aussi à un degré variable chez d'autres Echinolampes, par exemple chez certains *E. blaviensis* (pl. III, fig. 10).

Ce caractère semble souvent associé à une zone basicoronale particulièrement plane. On est donc amené à penser que les fossettes profondes ou les sillons ambulacraires réalisent une protection pour les podia, soustraits ainsi au contact direct du substratum.

Par leur structure les pores de la région intermédiaire rappellent ceux du phyllode. Ils s'en distinguent essentiellement par leurs dimensions et par leurs péripodes très réduits. Par ces caractères ils revêtent un aspect infantile, rappelant un stade précoce de l'ontogénie. A quelle sorte de podia livrent-ils passage ? Chez *Rhyncholampas*, A. AGASSIZ (1872-1874, p. 697) les a décrits comme des podia simples, présentant un léger épaississement à leur extrémité et formant des ventouses (il vaudrait mieux parler de disques adhésifs,) plus ou moins rudimentaires, celles-ci étant bien développées chez le jeune *Conolampas sigsbei* (A. AGASSIZ 1872-1874, pl. 16, fig. 13, sous le nom d'*E. depressa*). En tout état de cause leur rôle adhésif paraît être très faible chez l'adulte. Sans doute n'assument-ils qu'une fonction tactile.

Résumé. — La région intermédiaire et celle des pétales sont côte à côte à l'extrémité de ceux-ci. Les pores de la région intermédiaire sont minuscules ; ses plaques sont moins basses que celles des pétales et des phyllodes. D'après la morphologie de leurs plaques, les ambulacres latéraux seraient plus évolués que les postérieurs. Généralement les espèces anciennes (Paléogène) ont, dans leur région intermédiaire, des plaques hautes, les espèces récentes (Néogène-époque actuelle) des plaques basses (loi statistique).

Selon que les pétales sont largement ouverts ou presque fermés, les plaques sous-jacentes de la région intermédiaire sont très basses ou assez hautes. Dans ce dernier cas l'extrémité rétrécie des pétales formerait une barrière, s'opposant à la pression de croissance adapicale.

La région intermédiaire de certains individus revêt un aspect festonné ou onduleux, qui existe aussi chez les jeunes d'autres espèces. Rappelant les *Archaeocidaris* du Carbonifère, il est interprété comme la réapparition d'un caractère ancestral, qui pourrait être dû à un phénomène de néoténie.

Les fossettes profondes des pores, ou leur situation au fond de sillons, sont considérées comme réalisant une protection des podia correspondants. Les pores de la région intermédiaire livrent passage à des podia tactiles.

Source : MNHN, Paris

IX. — DISPOSITION DES ORIFICES INTERNES PAR RAPPORT AUX SUTURES TRANSVERSALES

A) FAITS D'OBSERVATION

Il importe d'examiner la structure intime des plaques de la région intermédiaire, en rapport avec les pores ou mieux les canaux podiaux qui les traversent, comme on l'a fait par exemple pour la région des phyllodes ou celle des pétales. Dans celles-ci on sait que la disposition des pores est différente à la face externe et à la face interne de la thèque. Certains faits montrent qu'il en est de même dans la région intermédiaire. De rares spécimens, grâce à un état d'érosion convenable, permettent l'observation directe des canaux podiaux : ainsi un *E. barcinensis* de Syrie (coll. Dubertret n° S 11 h 910) (pl. IV, fig. 3-4), un *E. florescens* du Kef Irhoud (coll. Lambert). On constate que ceux-ci se dirigent très obliquement de l'intérieur vers l'extérieur.

D'autres échantillons, aux plaques apparentes par suite de l'usure de la thèque, montrent aussi parfois des aspects inhabituels dans la position de leurs pores. Au lieu de se trouver contre la suture adorale d'une plaque, le pore peut s'ouvrir au milieu de la plaque ou contre la suture adapicale. De plus on observe des sutures dépourvues de pores et des plaques qui en présentent deux, contrairement à la règle générale. Exemples : *E. burdigalensis* (fig. 34), *E. cf. leymeriei* (fig. 77), *E. sandiegensis* (fig. 104, dans l'ambulacre I).

Certains exemplaires dont on peut observer la face interne de la thèque (notamment les formes actuelles), d'autres, conservés à l'état de moules internes, présentent des structures comparables (par exemple *E. dollfusi* (fig. 35)). On en conclut que les aspects inhabituels des pores sur les échantillons usés correspondent à des structures internes.

A la face orale d'*E. polita*, Quenstedt (1875, p. 487, pl. 80, fig. 5-u) notait déjà que les pores ont quelque chose d'inconstant, s'ouvrant tantôt sur les sutures, tantôt au milieu des plaques. Cet aspect était dû à l'usure.

L'ensemble des constatations précédentes demande une explication. Le matériel fossile se prêtant moins bien à des observations minutieuses, on s'est adressé à une espèce actuellement vivante, *E. rangi*.

B) POSITION DE L'ORIFICE INTERNE ET DIRECTION DU CANAL PODIAL CHEZ *E. RANGI*

L'étude des plaques de la région intermédiaire a conduit aux résultats suivants, concernant la position de l'orifice interne et la direction du canal podial. L'orifice externe ou pore proprement dit est toujours

Source : MNHN, Paris

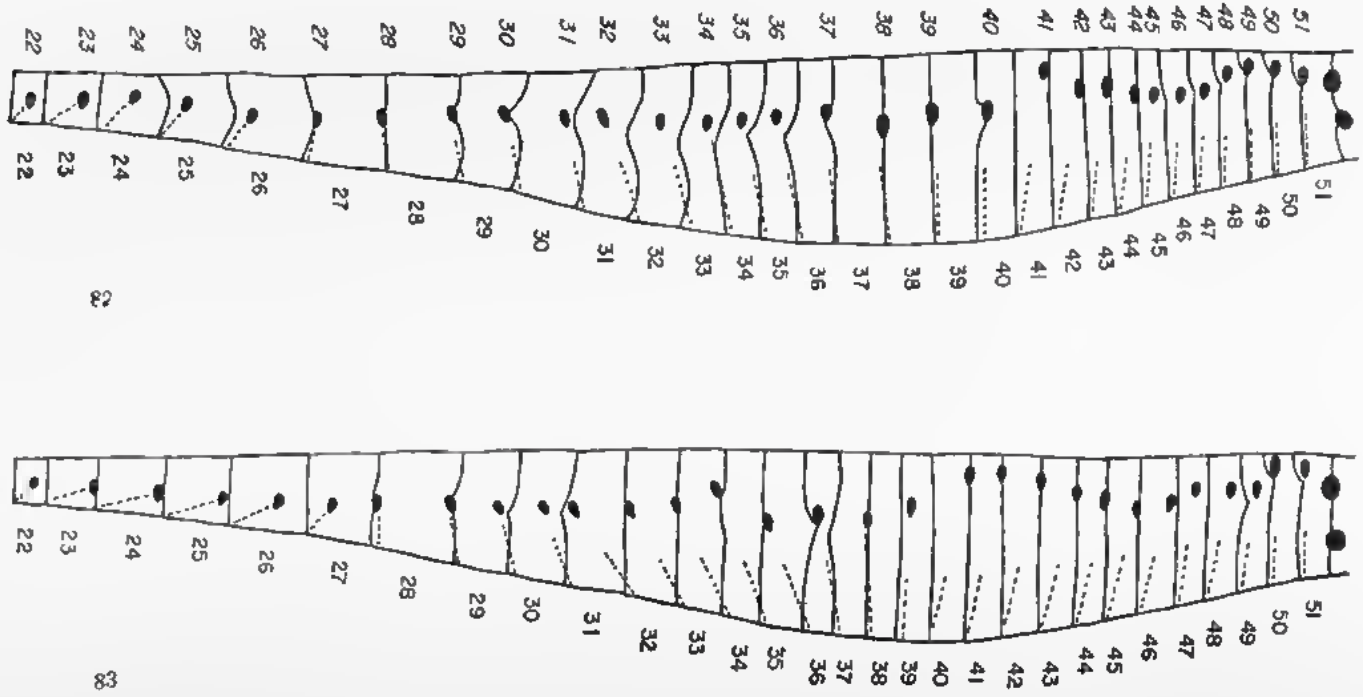


FIG. 82. — *E. rangi*, exemplaire de la fig. 11. — Demi-ambulacre IIa, région intermédiaire, vue interne, avec l'indication des directions des canaux podiaux (en trait interrompu) (les sinuosités de la colonne d'orifices internes ont été exagérées) (schématique) (x 5). (en italique, les numéros des orifices internes ; en romain, les numéros des plaques).

FIG. 83. — *E. rangi*, exemplaire de la fig. 11. — Demi-ambulacre Va, région intermédiaire, vue interne, avec l'indication des directions des canaux podiaux (en trait interrompu) (les sinuosités de la colonne d'orifices internes ont été exagérées) (schématique) (x 5).

Source : MNHN, Paris

situé au même endroit. Au contraire, la position de l'orifice interne varie beaucoup sur la plaque où s'ouvre le pore et peut même se trouver en dehors de celle-ci (fig. 82 et 83). La plaque présentant le pore sera donc prise comme point de repère dans la description. En ce qui concerne le numérotage des plaques, il importe de préciser que les péristomiennes bipores sont numérotées 1-2, alors que les péristomiennes unipores sont numérotées seulement 1. Cela apparaît logique, puisque celles-là résultent de la soudure de deux plaques (voir p. 50).

1° *Orifice interne sur la même plaque que le pore.* — L'orifice interne peut s'ouvrir contre la suture adorale ou contre la suture adapicale ou en toute position intermédiaire. Dans le premier cas la direction du canal podial est transversale (exemple : plaque 39 (fig. 82)) ; dans le deuxième, elle est franchement adorale et le canal podial traverse la plaque dans toute son épaisseur, suivant une grande diagonale (exemples : plaques 41 à 44 (fig. 82); et fig. 84) ; dans le dernier cas la direction

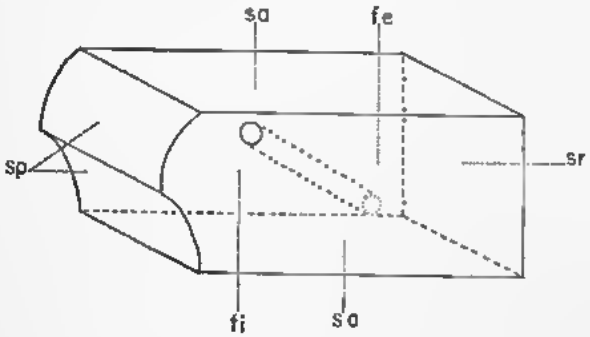


Fig. 84. — Schéma d'une plaque ambulacraire de la région intermédiaire chez *Echinolampas*, à l'orifice interne adapical et au canal podial dirigé adoralement (la face interne est supposée en avant de la figure). (fe : face externe ; fi : face interne ; sa : suture adapicale ; sa : suture adapicale ; so : suture adorale ; sp : suture perradiale ; sr : suture adradiale).

est de plus en plus adorale lorsque l'orifice interne est de plus en plus adapical (exemples plaques 45 à 48 (fig. 82)). L'*E. barcinencis* cité plus haut présente de telles structures.

2° *Orifice interne sur la plaque sous-jacente.* — L'orifice interne peut s'ouvrir en position quelconque sur toute la hauteur de la plaque. S'il se trouve contre la suture adapicale, le canal podial traverse cette suture pour s'ouvrir à l'extérieur au niveau de la suture adorale de la plaque considérée. Sa direction sera presque transversale (exemple : plaques 36 et 37 (fig. 82)). Il arrive qu'il soit à peu près compris entre les deux plaques et se manifeste comme une gouttière sur la face suturale de chacune d'entre elles (exemple : plaques 37 et 38 (fig. 82)).

Si l'orifice interne se trouve contre la suture adorale, le canal podial traverse entièrement la plaque et la suture adapicale avant de déboucher sur la plaque considérée. Sa direction sera très adapicale (exemple : plaques 31 et 32 (fig. 83).

3° *Orifice interne sur la deuxième plaque sous-jacente.* — Il arrive que l'orifice interne du canal podial, correspondant à un pore situé sur une plaque donnée, se trouve sur la deuxième plaque sous-jacente

Source : MNHN, Paris

à celle-ci. Il est alors en position adapicale et traverse les deux sutures de la plaque sous-jacente à la plaque considérée. Sa direction est très adapicale (exemple : plaques 33 et 34 (fig. 83)).

4° *Orifice interne sur la plaque superposée.* — On peut concevoir que l'orifice interne se trouve sur la plaque superposée à la plaque considérée, le canal podial traversant la suture adapicale de celle-ci, puis cette plaque même selon une direction très adorale. Ce cas, correspondant à une exagération du cas décrit sous 1°, ne se rencontre pas à proprement parler dans la région intermédiaire, mais seulement dans le phyllode (exemple : plaques 17, 16, 15... (fig. 85)).

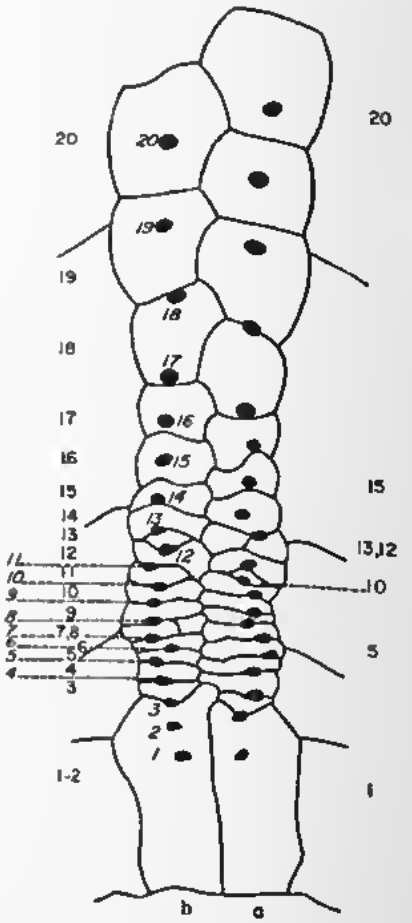


FIG. 85. — *E. rangi*, exemplaire de la fig. 11. — Ambulacre III, phyllode et région intermédiaire proximale, vue interne (x 7,5). (en italique, les numéros des orifices internes ; en romain, les numéros des plaques).

Jusqu'à présent on a envisagé une plaque isolée. Il convient maintenant d'examiner les diverses modalités des orifices internes et du canal podial à travers plusieurs plaques superposées. On examine par exemple la colonne a de l'ambulacre 11 chez *E. rangi*, au-delà de la partie distale du phyllode. Celui-ci est assez mal limité de ce côté, surtout à la face interne (voir fig. 56 B). On prend par exemple comme point de départ la vingt-deuxième plaque comptée à partir du péristome (qui est aussi la vingt-deuxième plaque formée au cours de l'ontogénie) et comme

Source : MNHN, Paris

point extrême la dernière plaque de la région intermédiaire, soit la cinquante-et-unième plaque (fig. 82). Dans cette région de l'ambulacre, la taille des plaques est suffisante pour permettre une observation facile.

Entre la plaque 22 et la plaque 51, on observe une variation continue de la position de l'orifice interne sur chaque assule. En outre une plaque (n° 27) montre deux pores, tandis que, entre les plaques 36 et 41, on compte seulement cinq orifices internes pour six plaques, la plaque 38 pouvant être considérée comme en étant dépourvue. Tout se passe comme s'il y avait compensation des deux caractères. En effet pour trente plaques (plaques 22 à 51) on compte bien trente pores. Il reste une anomalie apparente dans le numérotage. La plaque 26 présente l'orifice interne 26, mais la plaque 27 présente les deux orifices 27 et 28. La plaque 28 porte l'orifice 29 et le décalage subsiste jusqu'à la plaque 37 (portant l'orifice 38). La plaque 38 est dépourvue d'orifice interne (« plaque sans pore »), de sorte que la plaque 39 comporte l'orifice 39. Au-delà la correspondance régulière est rétablie.

Dans la colonne a de l'ambulacre V on peut faire les mêmes constatations : variations de la position de l'orifice interne, plaque à deux orifices internes (n° 28), plaque qui en est dépourvue (n° 38) (fig. 83).

De telles variations dans la position des orifices internes, s'accompagnant de la formation des « plaques à deux pores » signalées plus haut, ne peuvent manquer d'influer sur la direction des canaux podiaux. On passe donc en revue chaque plaque avec son orifice interne et son canal podial, en partant de la partie adapicale de la région intermédiaire, dans laquelle l'observation est plus facile que dans la partie adorale, mal limitée par rapport au phyllode.

Sur la plaque 51 l'orifice interne est contre la suture adorale. La direction du canal podial ne pourra être que transversale, puisque la plaque superposée appartient à la région pétaloïde. La structure est la même sur les plaques 50 et 49. A partir de la plaque 48 l'orifice interne tend à devenir de plus en plus adapical, la direction du canal podial devenant corrélativement de plus en plus adorale. De la plaque 44 à la plaque 41 l'orifice interne est contre la suture adapicale, et la direction du canal podial franchement adorale. Une telle structure est offerte par l'*E. barcinensis* mentionné précédemment (pl. IV, fig. 3-4).

La plaque 40 montre un orifice interne très proche de la suture adorale, ce qui oblige à conclure à une direction du canal podial sensiblement transversale. La suture entre les plaques 41 et 40 ne montre aucun orifice interne dans son voisinage, ceux-ci étant disposés contre les sutures adapicale et adorale des plaques respectives. Elle représente une de ces « sutures sans pores » signalées plus haut. La plaque 39 a son orifice interne contre la suture adorale, la plaque 37 contre la suture adapicale ; les directions de leurs canaux podiaux respectifs sont donc sensiblement transversales, mais celui de la plaque 37 débouche à l'extérieur à travers le pore de la plaque 38 : sa direction est donc un peu adapicale. La plaque 38 ne comporte aucun orifice interne. De la plaque 36 à la plaque 29 l'orifice interne montre certaines fluctuations dans sa position, devenant d'abord moins adapical, puis retournant à sa première position. La direction du canal podial reste toujours plus ou moins adapicale.

Source : MNHN, Paris

La plaque 27 présente deux orifices internes, l'un contre la suture adapicale, l'autre contre la suture adorale. Les directions des canaux podiaux correspondants sont donc sensiblement transversales : en réalité celui qui part de l'orifice interne adapical a une direction légèrement adapicale. En deçà et jusqu'à la plaque 22 (prise comme point de départ) l'orifice interne est tantôt adoral, tantôt adapical, mais le canal podial, qui demeure dans une direction générale adorale, est compris dans la plaque même portant l'orifice interne.

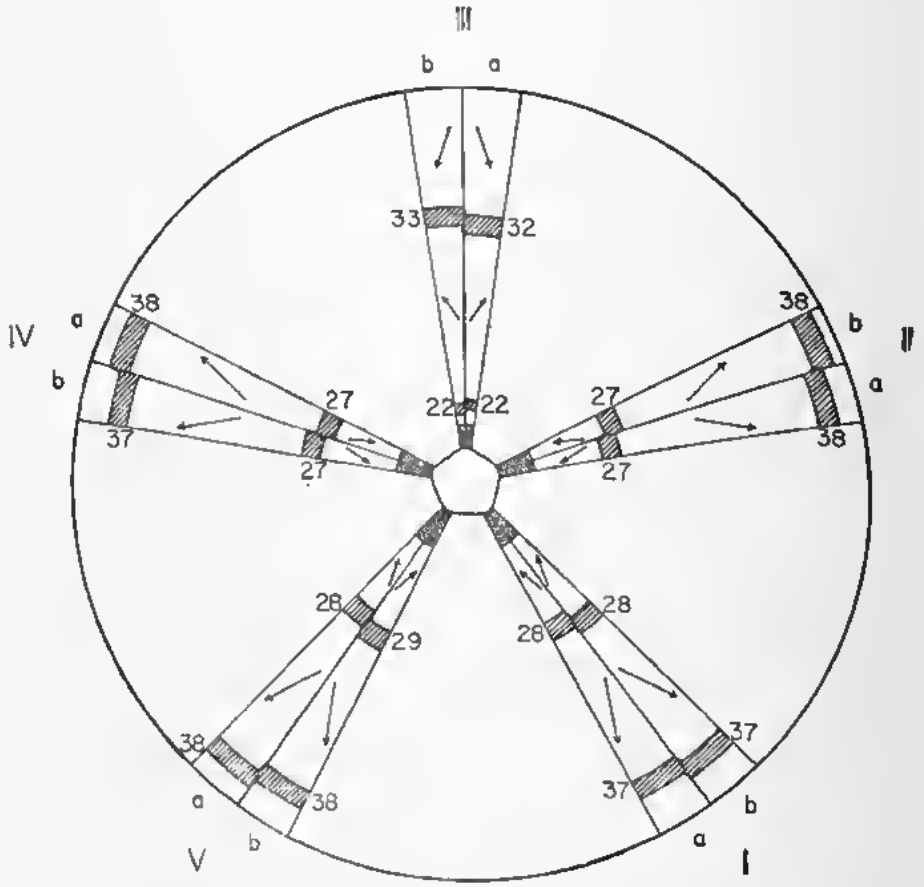


FIG. 86. — *E. rangi*, exemplaire de la fig. 11. — Face orale, vue interne (on a supposé l'Oursin coupé un peu au-dessus de l'ambitus). Disposition des plaques à deux orifices internes et des plaques qui en sont dépourvues (hachurées) et direction générale des canaux podiaux (région des phyllodes en pointillé ; le péristome a été représenté très schématiquement comme étant isodiamétrique) (diagramme) (x 1,25 environ).

En résumé on observe à partir de l'extrémité distale du pétale deux changements de direction du canal podial : de adorale celle-ci devient adapicale, le changement ayant lieu de part et d'autre de la plaque 39 (dont le canal podial a une direction transversale), puis de nouveau adorale, le changement ayant lieu de part et d'autre de la plaque 27

Source : MNHN, Paris

(dont le canal podial issu de l'orifice interne adoral a une direction transversale).

On peut répéter les mêmes observations sur la colonne a de l'ambulacre V. On obtient des résultats analogues : direction du canal podial transversale sur les plaques 51 et 50, puis devenant adorale jusqu'à la plaque 40 ; entre les plaques 40 et 39 « suture sans pore » ; direction du canal podial transversale sur la plaque 39 ; plaque 38 sans orifice interne ; au delà direction du canal podial devenant adapicale avec certaines fluctuations jusqu'à la plaque 28, dont le canal podial issu de l'orifice interne a une direction transversale ; ensuite la direction du canal podial devient de plus en plus adorale. Il y a aussi deux changements de direction du canal podial, se produisant sensiblement dans les mêmes zones (fig. 83).

TABLEAU XIII

	IIa	Va
Dernière plaque de la région intermédiaire	51	51
Direction du canal podial de celle-ci	→	→
Direction du canal podial dans la partie en deçà	↘	↘
Plaque à direction du canal podial transversale	39	39
Direction du canal podial	→	→
Plaque sans orifice interne	38	38
Direction du canal podial dans la partie en deçà	↗	↗
Plaque à deux orifices internes	27	28
Direction du canal podial issu de l'orifice interne adoral de celle-ci	→	→
Direction du canal podial dans la partie en deçà	↘	↘

On peut résumer ces faits dans le tableau XIII, qui montre, très schématiquement, la direction du canal podial à travers la région intermédiaire.

On retrouve la même disposition dans les colonnes de plaques adjacentes IIb et Vb, de même que dans les autres ambulacres pairs I et IV. Les plaques à deux orifices internes et celles qui sont dépourvues d'orifice interne se placent sensiblement à la même hauteur sur chaque colonne, l'intervalle entre elles restant équivalent à dix (ou moins de dix) plaques. Le canal podial subit les mêmes changements de direction entre l'extrémité adapicale du phyllode et l'extrémité adorale du pétale. Celle-ci est plus éloignée dans les colonnes IIb et IVa (la dernière plaque de la région intermédiaire étant 57 au lieu de 51), puisque les zones porifères des pétales y sont plus courtes. (Voir les fig. 86 et 87).

Dans l'ambulacre III, où le phyllode est moins étendu, les plaques à deux orifices internes, de même que les plaques qui en sont dépourvues,

Source : MNHN, Paris

se trouvent plus près du péristome : les premières sont les plaques 22 dans les colonnes a et b (au lieu de 27, 28 ou 29) ; les dernières sont la plaque 32 dans la colonne a et la plaque 33 dans la colonne b (au lieu de 37 ou 38).

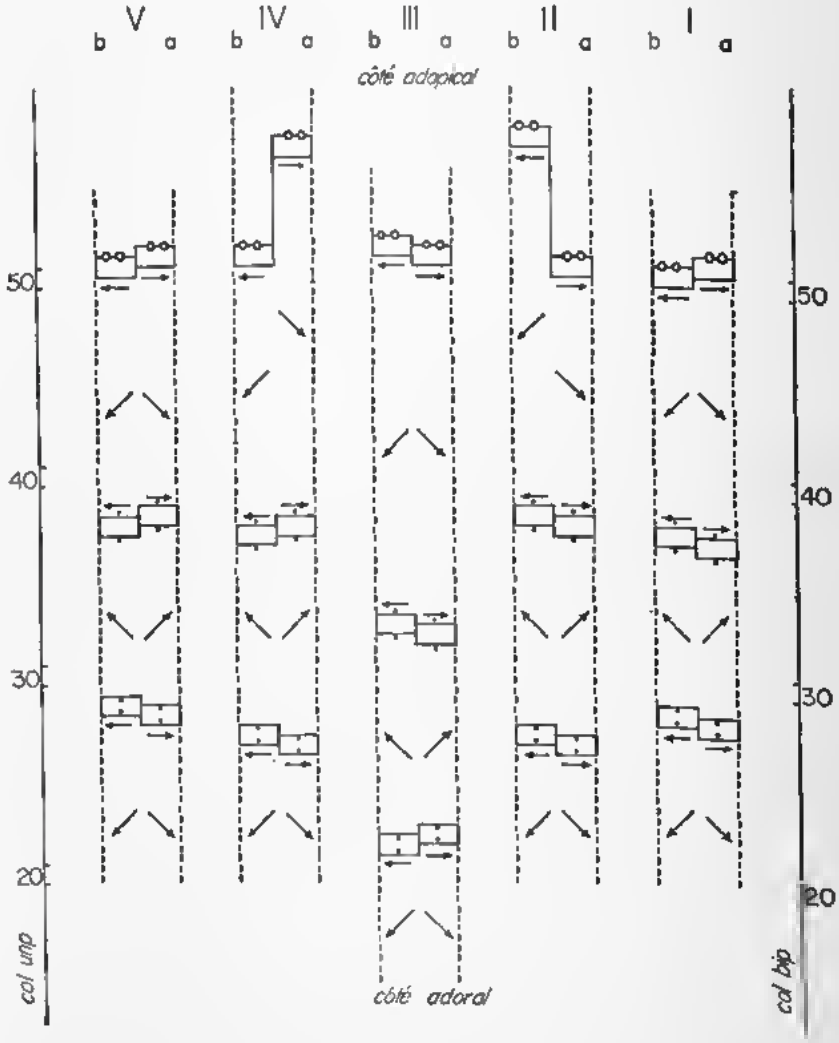


Fig. 87. — *E. rangi*, exemplaire de la fig. 11. — Position des plaques à deux orifices internes, des plaques qui en sont dépourvues et des dernières plaques de la région intermédiaire, dans les diverses colonnes ; directions transversales des canaux podiaux dans ces plaques et directions générales des canaux podiaux dans les intervalles entre elles (diagramme). (col bip : numéros des plaques dans les colonnes de la première série (péristomienne bipore) (lettres « a » et « b » en gras) ; col unp : numéros des plaques dans les colonnes de la deuxième série (péristomienne unipore)).

La direction du canal podial varie d'une façon comparable à celle des autres ambulacres. On note que l'intervalle entre la plaque sans orifice interne et la première plaque de la région pétaloïde, soit dix-huit plaques, est égal à celui qui existe dans les colonnes IIb et IVa, dans lesquelles les zones porifères sont les plus courtes.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XIV

	V		IV		III		II		I	
	b	a	b	*a*	*b*	a	b	*a*	b	*a*
Dernière plaque de la région intermédiaire	51	51	51	57	52	51	57	51	50	51
Plaque sans orifice interne	38	38	37	38	33	32	38	38	37	37
Plaque à deux orifices internes	29	28	27	27	22	22	27	27	28	28

Ces résultats sont exposés dans le tableau XIV et schématisés sur deux diagrammes (fig. 86 et 87).

Le diagramme de la figure 86 représente la disposition réelle. Sur la figure 87, plus complète, de même que dans le tableau, on a supposé les ambulacres placés côte à côte de part et d'autre du plan de symétrie bilatérale III-5, leur extrémité adorale étant dirigée vers le bas (on retrouve l'ordre normal de succession des diverses colonnes de plaques ambulacraires en lisant de droite à gauche).

Les diagrammes montrent que la structure est la même dans tous les ambulacres et que les changements de direction des canaux podiaux ont lieu sensiblement au même niveau dans les ambulacres pairs. De part et d'autre des plaques à deux orifices internes, les canaux podiaux ont tendance à aller en divergeant ; au niveau des plaques dépourvues d'orifices internes, ils présentent au contraire une tendance à la convergence.

C) MORPHOLOGIE PARTICULIÈRE DES PLAQUES

Selon les diverses parties de la région intermédiaire, délimitées par les plaques à deux orifices internes et sans orifice interne, on observe parfois une morphologie particulière des assules ambulacraires. Sur la colonne IIb, une variation dans la forme des plaques a lieu de part et d'autre de la plaque sans orifice interne 38.

Dans la partie comprise entre elle et la plaque à deux orifices internes 27, les plaques présentent une inflexion de leurs sutures transversales dirigée adoralement, avec même souvent un angle saillant de ce côté (exemple plaque 37 et plaques sous-jacentes) (pl. IV, fig. 5). Elles dessinent en quelque sorte un V très ouvert plus ou moins asymétrique. On peut les qualifier de plaques en V.

Dans la partie de l'ambulacre au delà de la plaque 38, l'inflexion des sutures transversales est dirigée adapicalement, avec de la même façon un angle saillant vers le haut, la plaque ayant l'aspect d'un chevron très obtus (exemple : plaque 39, et surtout plaque 47 et plaques superposées) (pl. IV, fig. 1). Elle sera dite plaque en chevron.

Cette structure particulière des plaques ambulacraires, en V ou en chevron, n'existe pas dans la partie proximale de la région intermédiaire qui fait suite au phyllode.

Source : MNHN, Paris

Sur la colonne adjacente IIa, on retrouve des plaques en V au-dessous de la plaque sans orifice interne (plaques 36 à 30) (fig. 82). La forme en chevron est beaucoup moins nette. On la distingue pourtant au voisinage de la région pétaloïde, sur les plaques 49 et 50.

Dans les autres ambulacres, on a reconnu avec plus ou moins d'évidence la présence de plaques en V au-dessous de la plaque sans orifice interne et de plaques en chevron au-dessus, souvent au voisinage de la région pétaloïde.

On voit aussi des plaques en V sur un *E. burdigalensis* très érodé, dans les aires III et II (fig. 34 : dernière plaque de la colonne de droite) et sur la figure d'*E. depressa* donnée par A. Agassiz (1904, pl. 65, fig. 3) au-dessous de l'ambitus.

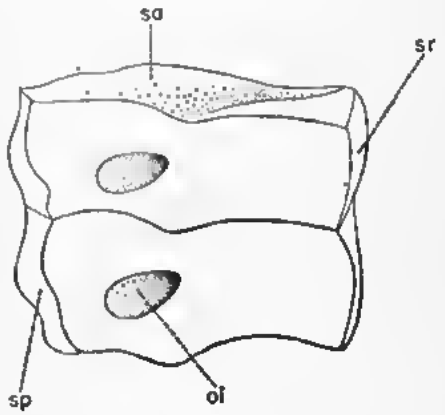


Fig. 88. — *E. rangi*, exemplaire de la fig. 11. — Plaques ambulacraires de la région intermédiaire, vues par la face interne, n° IIa 31 et 32 (x 10). (oi : orifice interne du pore ; sa : suture adapicale ; sp : suture perradiale ; sr : suture adradiale).

Il est naturel de chercher à expliquer la structure des plaques en V et en chevron en fonction de la direction des canaux podiaux qui les traversent, puisque les premières existent là où la direction des canaux podiaux est adapicale et les dernières là où elle est adorale. On peut prendre pour exemple de plaque en V l'assule 32 de la colonne IIa (fig. 88).

A la face interne de la thèque, le canal podial pénètre dans la plaque vers le milieu de celle-ci (à peu près à égale distance des sutures transversales), mais plus près de la suture perradiale que de la suture adradiale. Il débouche sur la face adapicale et y donne lieu à la formation d'une gouttière, qui affecte une direction oblique, adradiale, et s'accompagne d'une inflexion générale de cette face, figurant un V très ouvert. Une autre gouttière, complétant le canal podial, est creusée sur la face adorale de la plaque superposée, soit 33. Cette face suturale vient s'emboîter dans la face adapicale de l'assule 32. (Il en est de même sur la face adorale de la plaque 32).

Le canal du podion atteint la face externe de la thèque à travers la plaque superposée (33) à celle dont il est issu (32), sur le bord adoral de celle-là, du côté de la suture adradiale. La gouttière de la plaque 33, se creuse de plus en plus en approchant de la face externe de la thèque,

Source : MNHN, Paris

mais sans se fermer complètement du côté adoral ; cependant l'encoche que fait le pore sur la plaque 32 est à peu près insensible.

Comme exemple de plaque en chevron, on choisit l'assule 47 de la colonne IIb. Ici la position de l'orifice interne est sensiblement la même que dans le cas précédent, mais le canal podial se dirige adoralement, la gouttière est creusée dans la face adorale et l'inflexion correspondante de la suture transversale se manifeste vers le haut, en figurant un chevron. Il y a lieu de noter que la disposition en chevron correspond très exactement à la disposition en V renversée. Il suffit de supposer qu'on place la plaque 32 avec la suture adorale vers le haut et la suture adapicale vers le bas ; la suture perradiale se trouve alors à droite et la suture adradiale à gauche. Les deux faces suturales montrent une arête vers le haut, le canal podial se dirige vers le bas, adoralement, et l'ensemble réalise la disposition en chevron.

Il s'avère qu'à une plaque en V correspond une direction adapicale du canal podial et à une plaque en chevron une direction adorale.

On reconnaîtra toujours si une plaque isolée doit être considérée comme plaque en V ou plaque en chevron par la position du pore externe. Cependant un autre élément peut aussi servir à l'orientation. La suture perradiale dessine des zigzags à travers tout l'ambulacre, puisque les plaques alternent. Chaque assule présente donc deux sutures perradiales : l'une apicale, l'autre orale. Celles-ci ne sont pas identiques : la première est convexe, alors que la deuxième est concave (fig. 84). Cet aspect a été remarqué aussi chez les fossiles et n'est d'ailleurs pas spécial aux Echinolampadidés. Il existe aussi chez *Echinocardium* comme en témoigne la figure donnée par H. L. Clark (1917, pl. 150, fig. 1 : ambulacres I et V). Il entraîne une certaine asymetrie des assules (fig. 77, 104).

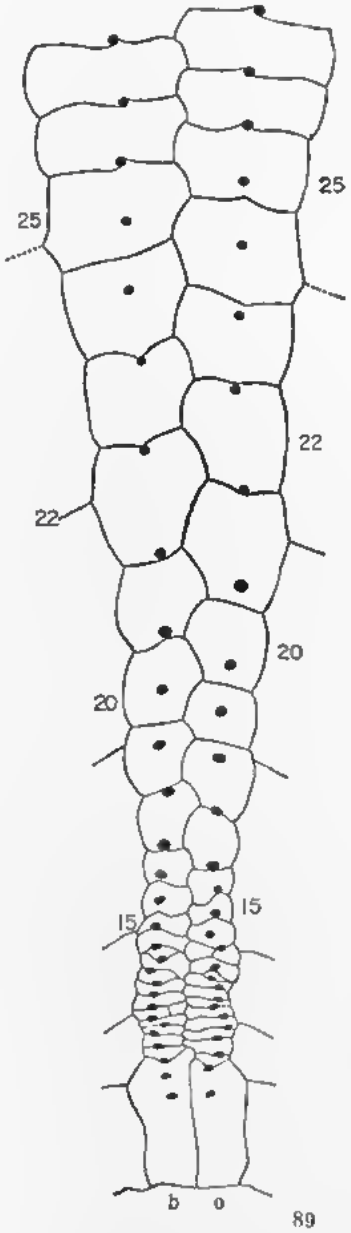
D) ANALYSE DE LA STRUCTURE DU PHYLLODE D'*E. RANGI* DANS L'AMBULACRE III

La connaissance de la structure précise de l'ambulacre dans la région intermédiaire permet d'approfondir celle du phyllode. Dans l'ambulacre III d'*E. rangi*, à la face interne, les sutures des plaques du phyllode sont suffisamment visibles pour être dessinées (fig. 85). Dans les deux colonnes, on constate l'existence d'une autre plaque à deux orifices internes que la plaque 22 déjà mentionnée (fig. 87, 89 et 90). Il s'agit de la plaque 18, située en arrière de la plaque 22, à quatre plaques de distance. Cependant on sait que, dans la partie de l'ambulacre en deçà de la plaque à deux orifices internes, la direction du canal podial est adorale et le devient de plus en plus, lorsque l'orifice interne d'une assule quitte la suture adorale pour la suture adapicale de celle-ci (fig. 82 et 83).

Si on considère la plaque 18 de la colonne IIIb, le canal podial issu de l'orifice interne adapical 18 a une direction très adorale pour déboucher à l'extérieur à travers le pore situé adoralement. Le canal podial issu de l'orifice interne adoral 17 franchit la suture adorale et se dirige aussi

Source : MNHN, Paris

très adoralement pour venir s'ouvrir près de la suture adorale de la plaque sous-jacente (17). En sorte qu'il s'établit la correspondance plaques-orifices internes-pores suivante (tableau XV, partie supérieure).



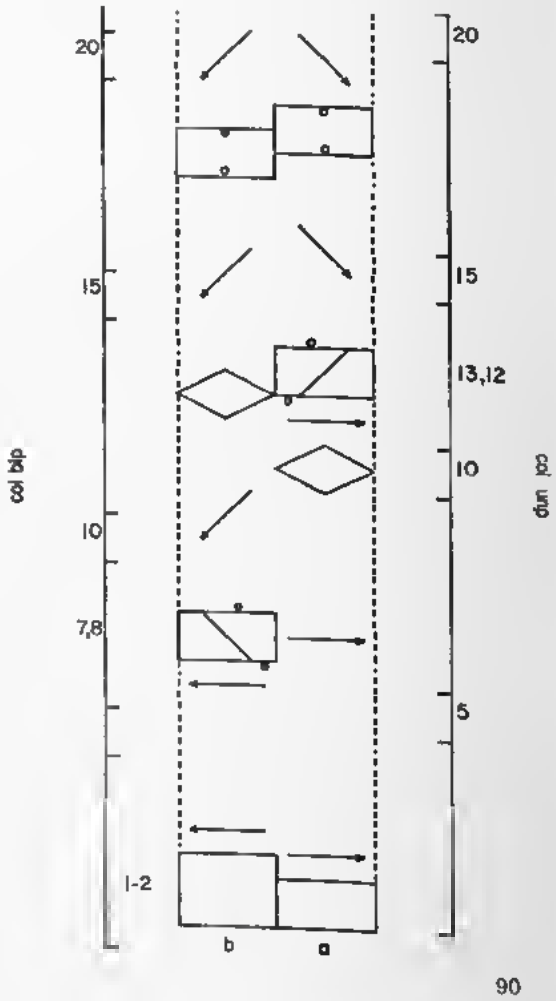


Fig. 89. — *E. rangi*, exemplaire de la fig. 11. — Ambulacre III, phyllode et région intermédiaire, dans la zone basicoronale de la thèque, vue interne (x 5).

Fig. 90. — *E. rangi*, exemplaire de la fig. 11. — Ambulacre III, phyllode ; diagramme analogue à celui de la fig. 87 (cf. fig. 85). (col bip : numéros des plaques dans la colonne de la première série (péristomienne bipore : plaque I-2) ; col unp : numéros des plaques dans la colonne de la deuxième série (péristomienne unipore)).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XV

Plaque	Orifices internes	Canal podial aboutissant au pore de la plaque	Direction du canal podial
18	18	18	↙
	17	17	↙
17	16	16	↙
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
10	9	9	↙
9	8	8	↙
8	néant	néant	
7	7	7	←
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
3	3	3	←
1-2	2	1-2	←
	1	1-2	←

(On note la présence d'une demi-plaque isolée ou endoplaque correspondant à 13, mais elle ne change en rien la structure décrite).

Si l'assule 9 est normale, l'assule 8 se présente comme une demi-plaque interne dépourvue d'orifice interne. Il y a lieu de penser néanmoins qu'elle comporte un pore à la face externe, qui livre passage au podion issu de 9. La plaque 7 apparaît comme une demi-plaque externe avec l'orifice interne 7, qui débouche à l'extérieur sur cette même plaque : la direction du canal podial est transversale. Elle le reste jusqu'à la péristomienne. La correspondance plaques-orifices internes-pores est la suivante (tableau XV, partie inférieure).

Dans la colonne 111a on retrouve les mêmes faits. Cependant là les demi-plaques interne et externe sont 13 et 12 (au lieu de 8 et 7) et l'endoplaque est 10 (au lieu de 13). Dans les autres ambulacres il n'a pas été possible de s'assurer de la conformité avec ce schéma. Néanmoins il y a lieu de penser que la structure est analogue.

La connaissance de la structure du phyllode permet de compléter, sur toute l'étendue de la région unipore de l'ambulacre (région intermédiaire + phyllode), le schéma proposé précédemment (p. 105 et fig. 87). Ceci sera valable au moins pour l'ambulacre impair.

Entre l'extrémité distale de la région pétaloïde et le phyllode, on avait noté la présence d'une plaque dépourvue d'orifice interne et d'une plaque à deux orifices internes, ainsi que l'existence de deux changements de direction du canal podial. Dans le phyllode on trouve une plaque à deux orifices internes et une plaque sans orifice interne. Il ne se produit cependant pas de changement dans la direction du canal podial, celle-ci restant constamment adorale jusqu'à la plaque sans orifice interne, au-delà de laquelle elle devient transversale.

Source : MNHN, Paris

E) SIGNIFICATION DES CHANGEMENTS DE DIRECTION DES CANAUX PODIAUX

On doit se demander s'il existe des rapports entre la structure fine des ambulacres, avec les directions variables des canaux podiaux, et la morphologie générale de la thèque. La région intermédiaire des ambulacres s'étend principalement sur la face orale de l'oursin, c'est-à-dire au-dessous de l'ambitus, et plus ou moins loin sur la face apicale selon le développement des pétales. Il est intéressant d'examiner la position de l'ambitus.

Chez l'espèce étudiée, *E. rangi*, on constate que, dans les différentes colonnes, l'ambitus est situé un peu plus haut que les plaques sans orifices internes de la région intermédiaire. Le deuxième changement de direction des canaux podiaux a donc lieu au voisinage de l'ambitus. Il y a au-dessus de l'ambitus des plaques en chevron et la direction des canaux podiaux est adorale ; au-dessous de l'ambitus, on trouve des plaques en V et la direction des canaux podiaux est adapicale.

Dans la région intermédiaire, les pores, minuscules, livrent passage à des podia qui ne peuvent être que très réduits en dimensions et en fonctions physiologiques comme on l'a vu plus haut (p. 98). Chez *Rhyncholampas*, ce sont des podia simples aux extrémités légèrement épaissies, formant des ventouses plus ou moins rudimentaires. Cependant selon A. AGASSIZ (1872-1874, p. 697, pl. 16, fig. 13) les ventouses sont bien développées chez *Conolampas sigsbei*, mais cet auteur ne semble avoir envisagé que le stade jeune de cette espèce. Il a représenté en effet (sous le nom d'*E. depressa*) une portion de thèque appartenant à un individu de 12,7 mm de longueur. Les plaques ambulacraires y sont trisociées (comme on l'a rappelé plus haut), de sorte que cinq d'entre elles comportent quatorze podia, soit trois podia par plaque composée (ou majeure) et un seul par assule élémentaire (ou primaire). Ce dessin donne une idée satisfaisante de ce que doivent être les podia de la région intermédiaire chez un *Echinolampas* adulte, puisque ceux-ci, vestigiaux, représentent un héritage d'un stade précoce de l'ontogénie. Ils ne paraissent pas y jouer un rôle fonctionnel quelconque. Peut-être assument-ils cependant une fonction sensorielle (tactile ?), comme cela semble être le cas pour les podia de la région de l'ambitus chez certains Spatangoïdes mieux connus (NICHOLS 1959a, p. 63).

La disposition des podia telle qu'elle ressort de la structure des canaux podiaux est sans doute en relation avec le mode de formation de ceux-ci au cours de l'ontogénie. On manque malheureusement de données à ce sujet. Faut-il voir dans leur convergence aux abords de l'ambitus, de part et d'autre des plaques dépourvues d'orifice interne, l'indice d'un rôle tactile particulier à remplir dans cette région de la thèque ? En effet les *Echinolampas* vivant probablement à demi enfouis, l'ambitus doit se trouver en contact avec le sédiment environnant. Il ne convient pas cependant d'attacher trop d'importance à la disposition de ces podia. En raison de leurs dimensions, leur disposition ne peut intervenir de façon bien efficace.

Source : MNHN, Paris

Résumé. — Les canaux podiaux de la région intermédiaire sont très obliques à travers la thèque. Leur orifice externe, ou pore proprement dit, est fixe sur une plaque, tandis que l'orifice interne occupe une position variable, sur celle-ci ou sur une plaque sous-jacente ou superposée. La direction du canal podial correspondant sera adorale, transversale ou adapicale. Le long de chaque ambulacre, il existe une plaque dépourvue d'orifice interne, adapicale, et une plaque qui en présente deux, adorale. Il se produit deux changements de direction du canal podial, entre les pétales et les phyllodes : d'abord adorale, cette direction devient adapicale au niveau d'une plaque sans orifice interne, ensuite elle redevient adorale au niveau d'une plaque à deux orifices internes. En d'autres termes, de part et d'autre d'une plaque à deux orifices internes, les canaux podiaux vont en divergeant ; de part et d'autre d'une plaque sans orifice interne, ils vont en convergeant. On définit des plaques en V, correspondant à une direction du canal podial adapicale, et des plaques en chevron, correspondant à une direction adorale.

Dans les phyllodes existe une structure analogue : plaque à deux orifices internes, adapicale, plaque sans orifice interne, adorale, mais sans changement de direction important du canal podial.

L'ambitus correspond sensiblement à une zone de convergence des canaux podiaux. Les podia y assument peut-être une fonction tactile particulière.

X. — DISPOSITION DES ORIFICES INTERNES PAR RAPPORT AUX SUTURES PERRADIALE ET ADRADIALE

Dans ce qui précède, on a examiné les orifices internes des canaux podiaux dans leurs variations par rapport aux sutures transversales des plaques qu'ils traversent. On a laissé de côté les variations par rapport aux sutures longitudinales, c'est-à-dire perradiale et adradiale. On sait en effet que les pores — et ceux de la région intermédiaire ne font pas exception — occupent les bords de l'ambulacre à la face externe et sa région moyenne à la face interne. Leur disposition à la face externe peut être observée sur un spécimen quelconque en bon état de conservation (exemple : fig. 78). A la face interne la disposition est moins connue, bien que des figures aient été données il y a longtemps par Bernard (1895) (*E. oviformis* = *E. ovata*) (fig. 76), puis par A. Agassiz (1904) (*E. depressa*) (on les a citées p. 91). Elles montrent, surtout la première, un tracé sinueux à travers l'ambulacre des colonnes constituées par les orifices internes. On peut désigner celles-ci plus simplement sous le nom de lignes de pores (à ne pas confondre avec les zones porifères des pétales).

Sur un exemplaire figuré par Quenstedt (1875, pl. 80, fig. 5-u) (*E. polita*), on distinguait aussi grâce à l'usure du test une sinuosité des lignes de pores.

A) AMBULACRE IMPAIR : DÉVIATION VERS LA GAUCHE

Chez *E. depressa* les lignes de pores présentent une déviation vers la gauche au voisinage de l'ambitus. Chez *E. ovata* au contraire la déviation serait vers la droite d'après la figure. Dans le premier cas il s'agit d'un ambulacre impair, dans le dernier il y a lieu de penser qu'il en est de même et que le dessin a été retourné. En effet l'inégale longueur des

Source : MNHN, Paris

zones porifères dans la région pétaloïde parle plutôt en faveur d'un des ambulacres pairs, I et V, II et IV, mais ceux-ci présentent une asymétrie plus marquée de leurs deux colonnes de plaques l'une par rapport à l'autre. On en arrive donc à l'ambulacre III. Dans un tel ambulacre et notamment chez *E. ovata* (Mortensen 1948b, p. 278), la zone porifère de droite est presque toujours la plus longue. Or c'est l'inverse que l'on constate ici. Mais si on suppose qu'on a à faire à une figure retournée et qu'on restitue la disposition correcte, on observe une déviation des lignes de pores analogue à celle d'*E. depressa*.

Les lignes de pores apparaissent nettement déviées dans la région intermédiaire : dans la colonne de droite, les pores passent d'une position adradiale à l'extrémité adapicale à une position perradiale au delà, tandis que dans la colonne de gauche, d'abord un peu perradiaux, ils conservent ensuite une position sensiblement adradiale. En d'autres termes, les pores de la colonne de droite gagnent la partie moyenne des plaques, puis le voisinage de la suture perradiale, et il y a une déviation générale des lignes de pores vers la gauche (retourner la fig. 76).

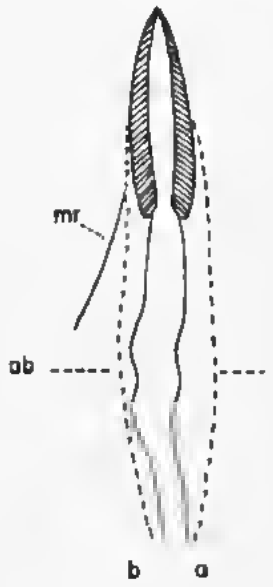


Fig. 91. — *E. archiaci arthonensis*, Lutétien, Arthon (Loire-Atlantique) (coll. Cotteau). — Ambulacre III, supposé vu de l'intérieur de la thèque (schématique) (x 1,5). (ab : ambitus ; mr : ligne mésentérique rectale).

Plusieurs spécimens ont permis des observations directes. On envisagera surtout l'ambulacre impair, chez lequel, en raison de la symétrie bilatérale de la thèque, toute sinuosité dans le tracé des lignes de pores apparaîtra avec évidence, si elle existe.

Les orifices internes ne sont visibles, sauf cas d'usure exceptionnels, que sur la face interne de la thèque ou sur des moules internes. Ces derniers sont très rares chez les Echinolampadidés. Le seul qui ait permis une observation utile est le type d'*E. archiaci arthonensis* (coll. Cotteau).

Source : MNHN, Paris

Il montre au voisinage de l'ambitus deux lignes de pores nettement déviées vers la gauche — si on suppose qu'on regarde par la face interne la thèque correspondant à ce moule (fig. 91).

Plusieurs espèces du Lutétien du Bordelais ont fourni des thèques pouvant être vidées de leur contenu meuble et offrant parfois de très fins détails. Ce sont *E. stellifera*, *E. blaviensis* (pl. IV, fig. 6) et *E. burdigalensis* (coll. Muséum, Paléont., et coll. J. R.). Partout on observe une déviation des lignes de pores analogue à celle d'*E. archiaci arthonensis* ou d'*E. ovata*. Elle est cependant moins marquée chez *E. burdigalensis*.

Chez *E. hoffmanni*, du Pliocène de Rhodes (coll. d'Orbigny), la déviation est peu accusée.

Dans le but d'approfondir cette question, on s'est adressé à une forme actuellement vivante, *E. rangi*, qui a permis une étude plus minutieuse.

B) ÉTUDE D'*E. RANGI*

On examine par exemple les demi-ambulacres IIa et Va (fig. 82 et 83). Ils présentent sensiblement la même disposition générale de leurs orifices internes entre le pétale et le phyllode. Entre celui-ci et l'ambitus les orifices internes occupent sensiblement la région moyenne des plaques ; ils sont relativement plus rapprochés de la suture adradiale dans la région des plaques hautes qui font suite au phyllode, puis deviennent plus proches de la suture perradiale en se rapprochant de l'ambitus, où les plaques sont plus basses.

A peu près à partir de l'ambitus, aussi bien sur IIa que sur Va, les orifices internes se rapprochent de la suture perradiale, puis s'en éloignent alternativement, et leur alignement jusque là à peu près rectiligne forme une courbe sinueuse, dont la convexité ou la concavité, alternativement, est dirigée vers la suture perradiale. Ce mouvement des orifices internes se produit deux fois entre l'ambitus et la région pétaloïde. Il y a donc deux convexités perradiales de la courbe (vers les plaques 42 et 49) séparées par une concavité (vers la plaque 46).

On doit noter que c'est à peu près dans la zone de la première convexité perradiale que se trouve le deuxième changement de direction du canal podial, mais celui-ci se produit plutôt au-dessous de l'ambitus, à l'inverse de celle-là, qui est au-dessus.

Il convient d'examiner aussi la disposition des orifices internes le long des deux demi-ambulacres adjacents IIb et Vb (fig. 92). Sur IIb, la ligne de pores suit un tracé comparable à celui de IIa, mais moins sinueux, et elle reste toujours éloignée de la suture perradiale. On observe pareillement deux convexités perradiales au voisinage des plaques 42 et 51.

Dans la colonne Vb la position des orifices internes varie moins que dans Va et ils restent à peu près superposés sur une même verticale. Ils demeurent toujours beaucoup plus éloignés de la suture perradiale. La ligne de pores présente des sinuosités très atténuées : de légères convexités perradiales apparaissent au niveau des plaques 42 et 47.

Source : MNHN, Paris

Une disposition de cette sorte peut apparaître à la face externe de la thèque par suite d'une usure suffisante de celle-ci (exemple : *E. burdigalensis*, coll. J. R., ambulacre V).

On examine ensuite les autres ambulacres.

Dans l'ambulacre IV on s'attend à trouver une disposition analogue à celle de son homologue II. Mais ici les inflexions de la ligne de pores sont beaucoup moins accusées et même, dans la colonne IVb, symétrique de IIa par rapport au plan sagittal, où elles sont le plus marquées, elles restent très faibles (on note une convexité perradiale au niveau des plaques 42-45). Les orifices internes demeurent toujours assez distants de la suture perradiale ; ils le sont un peu plus dans la zone IVa, homologue de IIb.

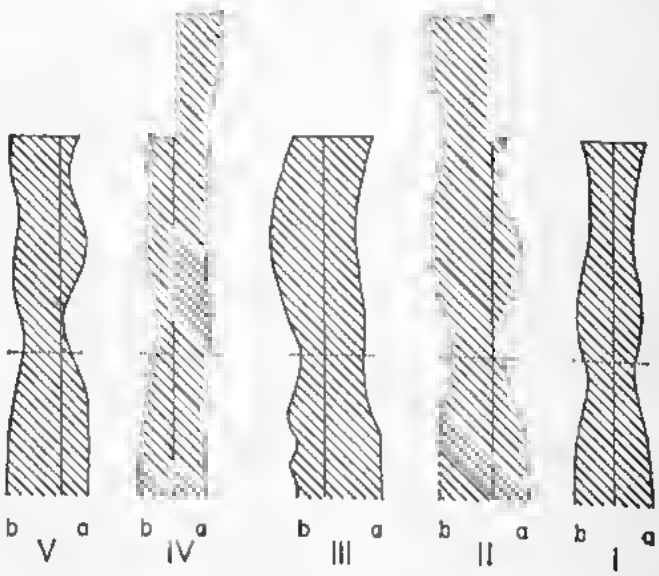


FIG. 92. — *E. rangi*, exemplaire de la fig. 11. — Tracé des lignes de pores et aires délimitées par celles-ci à travers la région intermédiaire de l'ambulacre (en trait pointillé, la position approximative de l'ambitus) (diagramme).

L'ambulacre I est à comparer à V. Mais les inflexions de la ligne de pores sont bien moins marquées. Dans les deux colonnes, on note cependant une convexité perradiale à la hauteur de l'ambitus (vers les plaques 38 et 39), puis une nouvelle convexité perradiale à très large rayon de courbure avant l'extrémité des pétales (plaques 45 et 46). Cela est comparable à V, mais ici la première convexité est située plus bas (plaques 38-39 au lieu de 42). De plus la ligne de pores est un peu plus rapprochée de la suture perradiale dans la colonne Ia, contrairement à son homologue Vb.

Dans l'ambulacre impair III, le tracé des lignes de pores dans les colonnes a et b est relativement peu dissymétrique. Les orifices internes restent dans la région moyenne de chaque demi-ambulacre. La ligne de pores de la colonne a est peu flexueuse. Celle de la colonne b présente deux larges ondulations, l'une convexe, l'autre concave, la première à peu près à hauteur de l'ambitus (plaques 39-40), précédées par des fes-

Source : MNHN, Paris

tons plus courts (au niveau des plaques 32-33). Il y a une déviation générale des lignes de pores vers la gauche comparable à ce qui a été décrit plus haut.

Des considérations précédentes, il ressort les traits généraux suivants : Dans chaque ambulacre pair la dissymétrie des lignes de pores entre les deux colonnes concerne essentiellement leur distance par rapport à la suture perradiale. Dans l'ambulacre impair au contraire il se manifeste une asymétrie d'ensemble des deux lignes de pores.

C) EXPLICATION : REBROUSSEMENT DE L'ANSE INTESTINALE

On se bornera ici à proposer une explication pour la déviation des lignes de pores qui se produit dans l'ambulacre impair. C'est là en effet qu'elle est la plus constante et facile à observer. Elle paraît être en relation avec le tracé du tube digestif (celui-ci sera examiné plus loin en détail).

Au voisinage de la colonne de droite de l'ambulacre III, dans l'interambulacre 2, se produit le rebroussement de l'anse intestinale. Il y a lieu de penser que les canaux podiaux seraient gênés par celle-ci s'ils conservaient un tracé rectiligne ; ils s'en écartent donc vers la gauche et réalisent la disposition décrite plus haut. Au même phénomène avait été attribuée (Roman 1957) la déviation vers la droite du pétale III et la réduction corrélative de l'étendue de l'interambulacre 2 par rapport à 3.

Résumé. — Dans l'ambulacre impair, les deux colonnes d'orifices internes ou « lignes de pores » apparaissent souvent nettement déviées vers la gauche. Cette déviation est attribuée au rebroussement de l'anse intestinale dans l'interambulacre antérieur droit. Les ambulacres pairs manifestent une dissymétrie moins marquée de leurs lignes de pores.

XI. — DÉVELOPPEMENT RELATIF DES RÉGIONS PÉTALOÏDE ET INTERMÉDIAIRE

A la suite de la région intermédiaire il convient d'examiner certaines modalités des pétales qui concernent aussi cette région. Il s'agit de la réduction du pétale impair et, à l'intérieur de chaque pétale, de l'inégalité entre elles des deux zones porifères, les zones internes étant, en règle générale, les plus courtes (exemple : *E. subsimilis touzini*, pl. I, fig. 4).

Ce dernier trait de structure caractérise assez bien le genre *Echinolampas*. Il a été signalé plus haut (p. 28). Une explication doit en être tentée. Stefanini (1907) y voyait une tendance à la symétrie bilatérale plus prononcée que chez les *Conoclypus*, dont les zones porifères sont égales. Les *Echinolampas* représentent donc des formes plus perfectionnées. Mais les *Conoclypus* de Stefanini (1907) comprennent aussi des espèces rattachées plus tard à *Hypsoclypus*, considéré ici comme un sous-genre d'*Echinolampas*.

Source : MNHN, Paris

Peut-être faut-il rechercher dans le mode de vie une indication. Celui-ci est mal connu et, seul parmi les Cassiduloïdes, *Rhyncholampas* a fait l'objet d'observations directes. On admet pour *Echinolampas* un mode de vie analogue, à moitié enfoui (la thèque étant enfoncée dans le sédiment jusqu'à l'extrémité des pétales) et non complètement sédentaire. De ce point de vue la présence de podia à la partie antérieure de la thèque n'est pas une disposition avantageuse (Hawkins 1920a ; Devriès 1960a, p. 39). On conçoit donc facilement que les zones porifères antérieures des pétales latéraux soient moins développées que les postérieures et que l'ambulacre impair soit fréquemment plus court que les autres ambulacres (voir plus bas).

Ne peut-on voir là un phénomène comparable à celui qu'a décrit Devriès (1960a, p. 39) chez les *Toxaster* ? Chez ces Spatangues, selon cet auteur, la spécialisation respiratoire des podia va en décroissant de l'arrière vers l'avant de l'animal : dans les ambulacres latéraux II et IV, elle est donc plus marquée dans les zones porifères postérieures que dans les zones antérieures. De fait les premières sont généralement plus longues chez les *Echinolampas*. Devriès (*ibid.*) note une autre tendance des zones porifères : « celle d'une confirmation dans la fonction de relation ; tendance qui peut affecter aussi les zones antérieures des pétales pairs II et IV... ». Chez les *Echinolampas*, effectivement, il y a, dans ces mêmes zones porifères, prédominance relative de la région intermédiaire de l'ambulacre sur la région pétaloïde. Or la première assume un rôle sensoriel, tandis que la dernière plus spécialisée remplit des fonctions respiratoires.

Dans les ambulacres postérieurs au contraire ce sont les zones porifères antérieures qui sont les plus longues, mais la différence de longueur est généralement moins prononcée.

L'ambulacre impair des *Echinolampas*, parfois presque identique aux autres ambulacres, présente souvent une tendance à en devenir différent. Elle se manifeste par une réduction de la longueur de la région pétaloïde et parfois par la formation d'un méplat à la partie antérieure de la thèque. Les *Echinolampas* du groupe des *Isolampas*, tels que *E. goujoni*, *E. anceps*, en offrent des exemples. On a vu que la présence d'un pétale impair court peut être mise en relation avec un mode de vie fouisseur. Il y a là, comme dans les zones porifères antérieures des pétales latéraux, une spécialisation respiratoire moins marquée que dans les autres pétales et une prédominance de la fonction de relation (pl. II, fig. 1-2).

L'existence d'un méplat antérieur paraît être en rapport avec le mode de nutrition. Chez les Spatangues actuels on sait le rôle que joue le sillon antérieur (Nichols 1959a, p. 77). Les courants ciliaires s'écoulant par-dessus le bord frontal sont chargés de particules nutritives qu'ils amènent à la bouche. Le sillon antérieur réalise un libre passage entre le bord de la thèque et le sédiment environnant et canalise les courants ciliaires. Plus il est profond, plus il y a d'efficacité dans la nutrition, le maximum de particules parvenant ainsi à la bouche. Chez les *Echinolampas*, de la même manière, l'apparition d'un méplat frontal semble représenter une tendance vers une amélioration du mode de nutrition.

Source : MNHN, Paris

Résumé. — Une explication de la réduction du pétale impair et des zones porifères antérieures des pétales latéraux est proposée. Cette réduction serait en rapport avec le mode de vie à demi enfoui, non complètement sédentaire des Echinolampes. La présence d'un méplat frontal est interprétée comme l'indice d'un perfectionnement du mode de nutrition.

XII. — PÉRISTOME

A) MORPHOLOGIE EXTERNE

De position assez variable chez les *Echinolampas*, le péristome s'ouvre généralement un peu en avant de la moitié de la longueur, plus rarement à égale distance de l'avant et de l'arrière de la thèque. Par exception, chez le type d'*E. osiris*, de Loriol (1880, p. 94) le qualifie d'« un peu excentrique en arrière » et il l'est effectivement très légèrement, mais à cet égard cet échantillon doit être considéré comme aberrant.

La position du péristome varie au cours de l'ontogénie selon toute vraisemblance, comme cela a été constaté chez divers Cassiduloïdes : chez *Bothriopygus sp.* (Devriès 1960c, p. 93) et chez *Archiacia hungarica* (Szörényi 1955, p. 385), le péristome est plus central chez le jeune. Il en est de même chez certains Spatangoïdes, par exemple *Hemiaster africanus* (Devriès 1960c, p. 93).

La disposition du péristome à la face orale de la thèque présente des modalités diverses, en sorte que certaines définitions se sont avérées nécessaires. Ce qu'on entend très précisément par péristome a été dit au chapitre premier, « Généralités ». On y a défini le péristome apparent, l'infundibulum péristomal et le goulot péristomal ou partie rétrécie de ce dernier (fig. 3*bis*). A proprement parler le péristome ne s'ouvre jamais à fleur de test. Même dans le cas d'une face orale à peu près complètement plane (section *Palaeolampas*, sous-genre *Hypsoclypus*), où l'infundibulum péristomal se réduit à la partie verticale de l'entonnoir (goulot péristomal), le péristome est situé au fond de celui-ci. C'est le péristome apparent qui est à fleur de test.

Inversement, chez certaines espèces, la face orale peut être plus ou moins creusée, le péristome apparent s'ouvrant au fond d'une dépression, par exemple chez *E. calvimontana*. Il arrive même que celle-ci se présente comme une large gouttière longitudinale, comme chez *E. goujoni* (pl. II, fig. 1-4). Le péristome, situé au fond, se trouve nettement au-dessus du plan de base sur lequel repose l'Oursin en position normale.

Au cours de l'ontogénie, la disposition du péristome subit des modifications. Chez *Conolampas sigsbei*, A. Agassiz (1872-1874, p. 388, pl. 16, fig. 2 et 9) note qu'il devient de plus en plus enfoncé : à 4 mm il s'ouvre à fleur de test ; à 12,7 mm il apparaît déjà légèrement enfoncé. Il y a donc formation d'un goulot péristomal, qui va en se développant (voir p. 62). Kier (1957, p. 851) fait des constatations analogues.

A l'état adulte la profondeur du goulot péristomal varie selon les espèces : elle atteint un degré remarquable chez *Hypsoclypus* et a même été considérée par Cotteau (1889-1894, p. 188) comme un caractère

Source : MNHN, Paris

d'importance générique chez *E. raulini*, devenu le type de *Craterolampas*. Cependant Kier (1962, p. 108) le replace parmi les *Echinolampas s. str.*

L'inclinaison du goulot péristomal par rapport au plan de base de l'Oursin (plan passant par la ligne selon laquelle se raccordent les zones adorale et latéro-adorale) varie quelque peu. Habituellement le goulot péristomal est à peu près perpendiculaire à ce plan, mais souvent il est plus ou moins incliné en avant. Ceci est en rapport avec la disposition de l'œsophage, qui comme on le verra plus loin se dirige d'abord vers l'avant. Chez *Hypsoclypus*, il présente une obliquité très sensible (fig. 95 et pl. V fig. 7). Il est intéressant de rappeler que chez les Spatangues la disposition est inverse : le péristome est tourné vers l'avant et l'œsophage se dirige d'abord vers l'arrière.

La taille relative du péristome est assez variable à l'intérieur du genre. Elle varie assurément au cours de l'ontogénie comme chez tous les Echinides, où elle est plus grande chez les jeunes (Devriès 1959, p. 772). A l'état adulte chez les espèces de grande taille, le grand diamètre du péristome est relativement petit par rapport aux dimensions de la thèque, à l'inverse de ce qui a souvent lieu chez les formes de petite taille.

La forme du péristome varie aussi. Il est décrit généralement comme subpentagonal transverse (exemple : *E. beaumonti*, fig. 70). Mais d'autres fois il est subtriangulaire ou elliptique (*E. sandiegensis*, fig. 104 ; *E. leymeriei*, pl. V, fig. 6 ; *E. cf. silensis*, fig. 40 ; *E. heberti*, pl. I, fig. 7). Il présente ou non un floscelle distinct, avec des bourrelets plus ou moins développés. Dans le cas d'un péristome subpentagonal, les bourrelets les plus accusés occupent les interambulacres antérieurs 2 et 3, et les plus faibles les interambulacres latéraux 1 et 4.

Chez *Conolampas sigsbei*, à un stade précoce de l'ontogénie (3,5 mm de diamètre), le péristome est circulaire (Lovén 1888, fig. 1, 4, 5) (fig. 43). A 4 mm, il présente un contour légèrement transverse, où le rebord péristomal délimite des lobes (A. Agassiz 1872-1874, pl. 16, fig. 2) (voir p. 60). Plus tard, il devient beaucoup plus transverse, d'abord ovale (à 12,7 mm : A. Agassiz, *op. cit.*, pl. 16, fig. 9), puis subpentagonal chez l'adulte (A. Agassiz 1883, pl. 17, fig. 1-2 et 4-5). Sur ces figures d'A. Agassiz, on remarque que si le péristome apparent est bien subpentagonal, le péristome réel a conservé au contraire un contour ovale. *E. depressa* montre des transformations analogues au cours de l'ontogénie : ovale et peu transverse à 4 mm et à 5 mm (selon les figures), qualifié de circulaire par l'auteur (A. Agassiz 1904, pl. 64, fig. 2 et 1883, p. 47, pl. 24, fig. 3-4), il devient nettement transverse à 30 mm (A. Agassiz 1872-1874, pl. 16, fig. 18 et 20) et dès lors il n'y a plus guère de changements jusqu'à l'âge adulte (A. Agassiz 1883, pl. 16, fig. 2 et 4). Kier (1957, p. 851, fig. 2 b-d) a décrit des changements comparables chez *E. fraasi* entre 4,4 mm et 10,8 mm de longueur ; le péristome, d'abord circulaire, devenant ensuite ovale transversalement, puis subpentagonal. *E. cf. anceps* à 9,8 mm présente encore un péristome subcirculaire (pl. V, fig. 5).

On vient de noter que la forme du péristome réel et celle du péristome apparent pouvaient différer. En effet la forme plus franchement subpentagonale du dernier est accentuée par le développement des

Source : MNHN, Paris

bourrelets du floscelle. Chez *E. heberti*, COTTEAU (1889-1894, p. 29-30, sous le nom d'*E. francei*) remarque que « le floscelle est ordinairement d'autant plus accusé que le périprocte (lapsus pour péristome) prend une forme plus pentagonale ». Un jeune individu de cette espèce, décrit sous le nom de *Pygaulus heberti* (COTTEAU 1862, p. 71, pl. 10, fig. 3-6) a son péristome qualifié de « transversalement elliptique, entièrement dépourvu de bourrelet » (voir aussi la pl. I, fig. 7).

Les bourrelets apparaissent assez tardivement au cours de l'ontogénie. Chez *Conolampas sigsbei*, A. AGASSIZ (1872-1874, p. 338, pl. 16, fig. 9) mentionne qu'à 12,7 mm il n'y a pas encore trace de bourrelets (non plus que de phyllodes), alors que l'adulte en possède de très proéminents (A. AGASSIZ 1883, p. 48, pl. 17, fig. 5). Chez *E. depressa*, à 30 mm, les premiers indices de bourrelets se manifestent entre les phyllodes comme des accumulations de petits tubercules très serrés (A. AGASSIZ 1872-1874, p. 338, pl. 16, fig. 18 et 20), mais l'adulte n'en présente que de très atténués. Il est intéressant de comparer avec un autre Cassiduloïde, *Rhyncholampas pacifica*. Chez cette espèce, KIER (1962, p. 183) note qu'à 8,5 mm de longueur les bourrelets sont peu développés et qu'il en résulte un péristome ovale transversalement et non subpentagonal anguleux comme chez un spécimen plus âgé.

COTTEAU (1891a, p. 340) remarquait déjà que « le développement du floscelle est variable chez tous les *Echinolampas*, non seulement suivant les espèces, mais suivant l'âge des individus d'une même espèce ». Plus loin, il insistait sur la forme variable du péristome chez des *E. silensis* de Callosa (province d'Alicante), tantôt elliptique, acuminé de

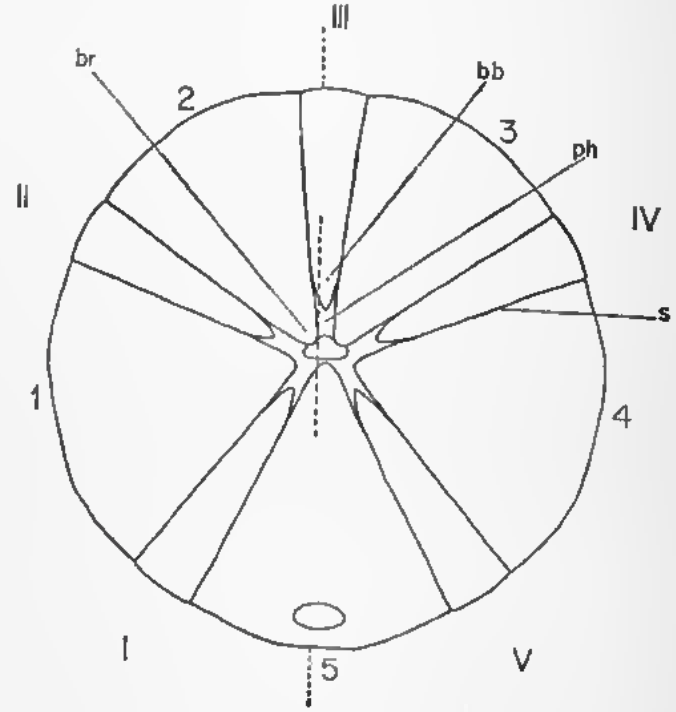
FIG. 93. — *E. rogeri*, Lutétien, Magnlagn (Sénégal) (coll. Tessier, n° 429). — Région péristomale (x 4). (br : bourrelet du floscelle ; mb : membrane péristomienne).

chaque côté et presque dépourvu de floscelle, tantôt plus large et plus pentagonal, avec un floscelle atténué. Il a été reconnu que cette espèce présente des caractères archaïques (trisociation des plaques des pétales

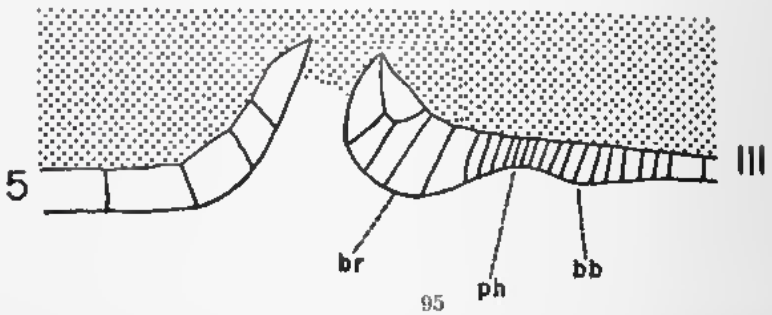
Source : MNHN, Paris

par exemple). Le péristome elliptique peut être considéré aussi comme dénotant un degré d'évolution peu avancé : en effet on le voit précéder le péristome subpentagonal au cours du développement ontogénique.

Il est difficile de retenir la morphologie du péristome parmi les caractères spécifiques : ainsi un échantillon d'*E. blaviensis*, provenant de Blaye (Gironde) (coll. Muséum, Paléont., Linder), présente un péristome



94



95

Fig. 94. — *E. (Hypsoclypus) semiglobus*. — Face orale, montrant les bourrelets du floscelle et les bombements ambulacraires, avec l'emplacement de la coupe de la fig. 95 (schéma) (x 0,5). (bb : bombement ambulacraire ; br : bourrelet du floscelle ; ph : emplacement du phyllode ; s : sillon ambulacraire).

Fig. 95. — *E. (Hypsoclypus) semiglobus*, Helvétien, (?) Landes (coll. Muséum, Paléont.). — Coupe à peu près sagittale à travers le péristome (x 1,5). (bb : bombement ambulacraire ; br : bourrelet du floscelle ; ph : phyllode).

Source : MNHN, Paris

subpentagonal avec un goulot péristomal profond, de forts bourrelets, les latéraux 1 et 4 étant subtriangulaires, et des phyllodes très déprimés (pl. III, fig. 10). Cette morphologie rappelle celle des *Hypsoclypus*, décrite plus bas. D'autres individus de la même espèce présentent au contraire un floscelle médiocre aux bourrelets à peine saillants.

Il peut se produire au contraire comme une exagération du contour pentagonal, qui devient presque étoilé par suite du développement des bourrelets du floscelle. Ceux-ci forment des angles saillants, tandis que les ambulacres sont logés dans de profonds sinus. C'est le cas pour certains spécimens d'*E. rogeri* (fig. 93). De tels bourrelets évoquent le labre de Spatangues, tels que *Micraster* ou *Spatangus*, qui n'existe que dans l'interambulacre postérieur. Cependant Devriès (1960a, p. 86) a signalé la formation d'un labre (ou lèvre) dans chacun des cinq interambulacres chez certains genres de Spatangoïdes (*Disaster*, *Epiaster*, *Hemiaster*), et Hawkins (1911, p. 257) admet que les bourrelets du floscelle sont probablement homologues du labre des Spatangidés par leur fonction. (Voir p. 130).

Le péristome revêt un aspect particulier chez les *Hypsoclypus*, par la profondeur du goulot péristomal, délimité par des bourrelets subtriangulaires très saillants (fig. 94). Entre ceux-ci sont compris des phyllodes très déprimés et la face orale de l'Oursin est à peu près plane, la zone latéro-adorale étant très réduite.

Bien que la morphologie du péristome soit assez variable, elle a servi parfois à définir des sous-genres ou des genres. La section des *Miolampas*, selon Pomel (1883, p. 62), se distingue des *Echinolampas* typiques par « un floscèle presque nul, sans bourrelets, les phyllodes étant seulement marqués par quelques pores plus gros ». Cotteau (1891a, p. 340), puis beaucoup plus tard Mortensen (1948b, p. 270) et Kier (1962, p. 106) ne reconnaissent pas de validité à cette subdivision.

B) STRUCTURE DU PÉRISTOME

Le péristome n'est — comme il a été dit plus haut — qu'un orifice. Les plaques qui le délimitent, nommées péristomiennes, ont déjà été étudiées en ce qui concerne les ambulacres : elles sont au nombre de dix, groupées par deux. Les cinq plaques interambulacraires comprises entre elles sont impaires, bien que leur fassent suite des colonnes de plaques doubles (fig. 104 et 70). Cette structure semble assez constante à la face externe de la thèque, bien qu'il soit donné rarement de pouvoir l'oberver directement. De fait, dans la littérature, peu de figures la représentent distinctement et avec exactitude. Elle est mieux visible à la face interne, où A. Agassiz (1904, pl. 65, fig. 2) l'a bien figurée chez *E. depressa*. Mais on sait que les limites des plaques ne se correspondent pas rigoureusement entre la face externe et la face interne de la thèque, comme on l'a vu à propos des ambulacres.

A. Agassiz (1904, p. 117, fig. 152 et pl. 65, fig. 6) a représenté la structure du péristome chez *Conolampas sigsbei* telle qu'elle apparaît de l'intérieur. On y voit principalement les péristomiennes interambulacraires 1 et 4 exclues du bord du péristome par les péristomiennes des

Source : MNHN, Paris

ambulacres pairs, qui deviennent adjacentes, au niveau des sutures médianes des interambulacres. Les colonnes Ib et IIa, IVb et Va viennent en contact. A. Agassiz oppose à cet égard le genre *Conolampas* au genre *Echinolampas*, chez lequel toutes les plaques bordent le péristome. H. L. Clark (1917, p. 117) insiste également sur la valeur générique de ce caractère. Cependant Mortensen (1948b, p. 265 et 304) s'inscrit en faux contre cela. Chez un autre spécimen de *C. sigsbei*, il a trouvé en effet la première plaque des interambulacres 1 et 4 en contact avec le péristome. D'autres faits viennent à l'appui de son opinion. Un *E. rangi* (coll. Muséum, Paléont.) présente une structure analogue à celle décrite par A. Agassiz : les interambulacres 1 et 4 n'aboutissent pas au péristome. Ils en sont toutefois moins éloignés que chez le *Conolampas sigsbei* figuré par cet auteur. Chez un *E. blaviensis*, du Lutétien de Blaye (Gironde), (coll. Muséum, Paléont.) les plaques impaires des interambulacres 1 et 4, de forme subtriangulaire, ne bordent le péristome que sur une longueur très courte (pl. V, fig. 1).

C) MEMBRANE PÉRISTOMIENNE

On sait que sur le vivant le péristome est fermé par la membrane péristomienne, au centre de laquelle s'ouvre la bouche proprement dite. La membrane est garnie plus ou moins densément de petites plaques calcaires isolées, irrégulières (Mortensen, 1948b, p. 266). De telle plaques buccales ont été découvertes très rarement, à l'état fossile. Cependant la membrane elle-même paraît être conservée sur un *E. rogeri* (coll. Tessier n° 429) (fig. 93 et pl. V, fig. 2). Elle occupe les bords du péristome étoilé, mais sa partie centrale a disparu.

Jusqu'à présent on a étudié principalement l'aspect externe du péristome. Il convient d'examiner aussi sa morphologie interne et notamment la ceinture pérignathique.

D) CEINTURE PÉRIGNATHIQUE

Les *Echinolampas* ont été classés autrefois parmi les Atélostomes. Comme tels ils sont dépourvus d'appareil masticateur et par conséquent on ne devrait pas s'attendre à trouver des apophyses et des auricules en rapport avec les muscles de celui-ci. Cependant il s'est avéré que le jeune *E. depressa* (à 3,5 mm et à 5 mm) possède une lanterne d'Aristote bien développée, de même que le jeune *Conolampas sigsbei*, et il reste des traces d'auricules chez l'adulte de cette dernière espèce (A. Agassiz, 1883, p. 50 ; Mortensen 1948b, p. 266 et 287). On est donc fondé à parler de ceinture pérignathique.

En ce qui concerne *E. depressa* aucune figure n'est donnée par Mortensen. A. Agassiz (1904, pl. 64, fig. 2) avait figuré chez un individu de 4 mm le péristome vu par la face interne. On voit sur les plaques péristomiennes un faible bourrelet qui suit le pourtour du péristome, ne s'interrompant que dans la partie médiane des ambulacres. Il semble correspondre aux apophyses et aux auricules des Echinides Réguliers, les

Source : MNHN, Paris

premières dépendant des plaques interambulacraires, tandis que les dernières occupent une position radiale. En effet un très jeune *Echinus miliaris* mesurant 2,5 mm de diamètre (Lovén 1892, p. 16, pl. 5, fig. 30)

Fig. 96. — *E. (Hypsoclypus) semiglobus*, Helvétien, Narosse (Landes) (coll. Muséum, Paléont.). — Ambulacre II, phyllode (x 7,5).

montre une ceinture pérignathique, constituée par des apophyses interradiales, prolongées par des auricules qui commencent à s'avancer au-dessus de la partie médiane des ambulacres. La ceinture pérignathique d'*Echinolampas* apparaît beaucoup plus réduite.

Il n'en est pas de même chez *Conolampas sigsbei*. Le stade le plus jeune, *Pygastrides relictus*, à 3,5 mm, présente des auricules bien développées. Lovén (1888, p. 4, pl. 1, fig. 5) en a donné un dessin démonstratif, mais difficile à comprendre dans les détails (fig. 97) selon Hawkins (1918b, p. 491, pl. 17). Il faut d'abord préciser que dans les colonnes Ia, IVa, Va, les auricules sont tombées accidentellement et qu'il ne reste que leurs bases. Ce dernier auteur les a décrites comme des processus ambulacraires pairs, un peu cunéiformes, s'élargissant du côté distal et faisant un angle très aigu avec le plancher du test. Il ajoute qu'il ne semble pas y avoir d'éléments pérignathiques dans les interradius. De plus il donne une figure des auricules, supposées vues de profil, avec les insertions des muscles de la lanterne d'Aristote. Ici aussi les auricules s'élèvent de part et d'autre

Source : MNHN, Paris

de la partie médiane des ambulacres. Sur la figure donnée par Lovén on les voit cacher partiellement les interambulacres adjacents et, là où leurs bases seules subsistent, elles sont représentées comme des plaques supplémentaires intercalées sur le bord du péristome.

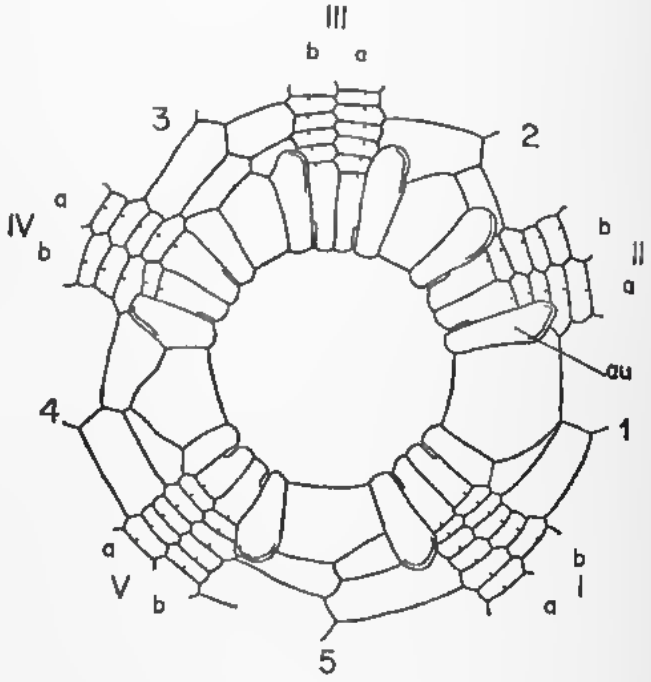


Fig. 97. — *E. (Conolampas) sigsbei*, exemplaire de la fig. 43 (d'après Lovén 1888, pl. 1, fig. 5, sous le nom de *Pygastrides relictus* ; grossie une fois et demie). — Région péristomale, vue de l'intérieur, montrant les auricules (au) (x 30).

Chez l'adulte A. Agassiz (1883, p. 50, pl. 17, fig. 4) a depuis longtemps signalé la présence de structures qu'il compare à celles du genre *Conoclypus*, qui est pourvu d'un appareil masticateur. Plus tard, Jackson (1912, p. 198) les assimile à des auricules. Ce sont de petites bosses qui s'élèvent à la base des ambulacres. Mortensen aussi (1948b, p. 306, pl. 8, fig. 1) a retrouvé de telles auricules rudimentaires chez *Conolampas sigsbei*.

Il convient d'examiner s'il ne subsiste vraiment aucun indice de ceinture pérignathique chez les *Echinolampas s. str.*, puisque dans l'ontogénie précoce l'appareil masticateur est présent chez *E. depressa*. La question avait été posée jadis en ce qui concerne le genre *Heteroclypeus* Cotteau 1891 (1889-1894, p. 194), qu'on a reconnu depuis être un simple synonyme d'*Hypsoclypus*. Quant à ce dernier son indépendance par rapport à *Echinolampas* a été longtemps discutée. En raison de sa ressemblance extérieure avec *Conoclypus*, notamment par son floscelle très développé, Cotteau avait admis que *Heteroclypeus* (dont le type était pour lui *H. semiglobus* (Lamarck)) possédait des mâchoires. Cependant très vite, s'appuyant sur des recherches de Munier-Chalmas, Gauthier (1891, p. 809) s'inscrivait en faux contre cette assertion. Plus tard

Source : MNHN, Paris

Cottreau (1913, p. 110, pl. 11, fig. 6) figurait le péristome d'un *E. pignatarii* (= *Heteroclypeus hemisphaericus* Gregory 1891), vu par la face interne, « montrant l'absence absolue de saillies ou de dépressions et par suite d'appareil masticateur ». En revanche Stefanini (1907, p. 372, pl. 13, fig. 3), décrivant l'aspect interne du péristome chez *E. montesiensis* (placé plus tard parmi les *Hypsoclypus*) notait l'existence au « sommet » de chaque interambulacre d'une faible dépression flanquée de deux légères côtes.

Il a semblé utile de vérifier l'opinion de Munier-Chalmas, qui se trouve exprimée seulement dans les écrits d'autres auteurs. Un spécimen d'*H. semiglobus* a été sectionné à peu près selon le plan sagittal (fig. 94 et 95 et pl. V, fig. 7). On remarque l'obliquité du goulot péristomal et l'aspect très différent de la coupe dans l'ambulacre III et dans l'interambulacre 5. Pour ce dernier la section passe à travers le bourrelet impair qui est sensiblement au même niveau que le reste de la zone basicoronale de l'Oursin (celle-ci est à peu près plane). Dans l'ambulacre III, la coupe passe un peu à droite de la suture perradiale, du côté de l'interambulacre 2 ; le niveau est au-dessus du plan de base et l'épaisseur de la thèque varie beaucoup.

Elle paraît d'abord double dans la partie proche du goulot péristomal. Cela correspond à la paroi du bourrelet interambulacraire 2b. Puis l'épaisseur diminue et les plaques sont plus étroites : c'est la région proximale du phyllode, très déprimée entre les bourrelets. L'épaisseur augmente à nouveau un peu, avant de devenir uniforme : on se trouve ici vers l'extrémité distale du phyllode, les colonnes de pores s'écartent de la partie médiane de l'ambulacre, qui forme un léger bombement entre elles (voir la fig. 96). Au delà, l'épaisseur reste plus faible que dans l'interambulacre, mais le niveau se rapproche progressivement de celui du plan de base de l'Oursin.

La structure de la paroi du bourrelet 2b offre un intérêt particulier. On voit, par-dessus des plaques disposées à peu près normalement à la direction générale de la thèque, une plaque supplémentaire en forme de croissant, qui paraît renforcer vers l'intérieur la paroi du goulot péristomal.

La comparaison avec *Echinolampas*, par exemple *E. stellifera* (fig. 3 bis), parle d'elle-même. Là l'ambulacre III et l'interambulacre 5 sont très peu dissemblables, le goulot péristomal peu développé est normal par rapport au plan de base. Vu par la face interne, le péristome offre de légères dépressions au niveau des ambulacres. Cependant d'autres espèces d'*Echinolampas* ont été examinées. Alors que la morphologie est analogue chez *E. blaviensis* du Lutétien, très voisin d'*E. stellifera* (pl. V, fig. 1), *E. hoffmanni*, du Pliocène et du Sicilien, montre un aspect différent (pl. V, fig. 3).

Un spécimen de la collection d'Orbigny (Muséum, Paléont.) a pu être vidé du sédiment qu'il contenait. Le péristome s'ouvre au fond d'un goulot relativement profond (voir fig. 58B), les bourrelets du floscelle sont assez saillants, surtout dans les interambulacres latéraux 2 et 3. A la face interne les ambulacres sont légèrement déprimés, mais on remarque surtout les cavités interambulacraires, particulièrement profondes dans les aires 2 et 3, séparées des ambulacres par des côtes mousses. Cette

Source : MNHN, Paris

morphologie n'est pas sans rappeler de manière frappante celle de *Conolampas sigsbei* (A. Agassiz 1883, pl. 17, fig. 4). Chez celui-ci on parle de vestiges d'auricules. On peut se demander si les structures rencontrées chez *E. hoffmanni* ne méritent pas d'être considérées de la même manière.

Cette espèce n'est pas la seule à posséder de tels vestiges. Un *Echinolampas sp.* ex gr. *soyei*, de l'Helvétien de Noyant (Maine-et-Loire) (coll. Muséum, Paléont.), montre aussi des dépressions marquées dans les interambulacres 2 et 3, et aussi à un moindre degré dans l'interambulacre 5. Il en est de même pour un *E. cf. hemisphaerica* (?), miocène, de provenance inconnue (coll. Muséum, Paléont.) (pl. V, fig. 8). Chez *E. rangi* actuel (coll. Muséum, Paléont.) on trouve également trace de ces dépressions. Bien plus, on les remarque même à l'inspection de certaines figures, données autrefois par les auteurs : ainsi chez *E. hemisphaerica* (de Loriol 1896, p. 39, pl. 11, fig. 4), qui est pourtant selon cet auteur « sans aucune trace d'auricules ». *E. pignatarii*, cité plus haut (Cottreau 1913), en présente aussi. Leur développement paraît être en rapport avec celui des bourrelets du floscelle.

Des cavités apparemment analogues ont été citées chez certains *Echinocorys* (Hawkins 1918a, p. 12, pl. 11, fig. 2). Cependant selon cet auteur il ne s'agirait pas vraiment de processus ambulacraires (=auricules).

A la lumière des faits précédents on comprend mieux la structure décrite chez *Hypsoclypus semiglobus*. Elle est à comparer à *Conolompas sigsbei* et aussi à *E. depressa*. On peut tenter de la rapprocher également de celle de certains Echinides pourvus de mâchoires. Hawkins (1917b, p. 343, fig. 1-4 ; 1934, p. 642, fig. 25) a décrit la ceinture pérignathique des genres voisins *Plesiechinus* et *Pygaster*. Dans le premier on voit l'auricule, très inclinée vers l'intérieur, être soutenue de ce côté par un important contrefort. Chez *Infraclypeus thalebensis*, pourtant Atélostome, existent aussi des auricules très inclinées (Devriès 1960a, p. 162, pl. 32). Selon cet auteur l'inclinaison des auricules vers l'intérieur est en relation avec l'invagination du péristome. Il semble qu'on peut considérer la structure d'*H. semiglobus* comme représentant un vestige d'auricule dans un péristome très enfoncé. Déjà Stefanini (1908, p. 457) avait remarqué les rapports très étroits entre ses Cassidulidés conoclypéiformes (c'est-à-dire les *Hypsoclypus*) et *Conolampas sigsbei*. Il soulignait que le plancher de leur test a en commun avec cette espèce « cette forme relevée intérieurement et modelée de la ceinture pérignathique ».

De tout ce qui précède, il résulte avec évidence qu'il existe des vestiges non négligeables de ceinture pérignathique chez les *Hypsoclypus* et chez certaines espèces d'*Echinolampos*. Il restera à en préciser les modalités à travers les nombreuses formes de ce genre, ce qu'on a pu seulement ébaucher ici. A ce même point de vue, le sous-genre *Conolampas* apparait bien moins distinct d'*Echinolampas s. str.*, qu'on ne le pensait jusqu'à présent.

Source : MNHN, Paris

E) MORPHOLOGIE DU PÉRISTOME EN RAPPORT AVEC SON RÔLE FONCTIONNEL

Certains faits en rapport avec le rôle fonctionnel du péristome méritent qu'on leur prête attention. La taille relative plus faible du péristome chez les individus de grande taille semble être l'indice d'un métabolisme ralenti : ceci n'a rien d'étonnant lorsqu'il s'agit d'adultes comparés à des jeunes.

On doit se demander quel est le mode de nutrition des *Echinolampas*. Sans doute peut-il être comparé à celui de certains Spatangues, notamment le genre *Spatangus*, décrit par Nichols (1959b). Etant reconnu qu'ils sont fouisseurs dans un sédiment relativement grossier (Mortensen 1948b, p. 267) et microphages, on peut admettre que l'essentiel de leur nourriture doit provenir du substratum sur lequel ils reposent (1). Sans doute les podia phyllodéens captent-ils les particules nutritives, grains de sable, débris de coquilles brisées, et les déposent-ils sur la face interne des petits radioles garnissant la paroi du goulot péristomal. Ceux-ci jouent vraisemblablement le rôle d'une grille comme chez les Spatangues (Nichols 1959b, p. 374). La figure représentant le péristome d'*E. blanchardi* (= *E. rangi*) donnée par Cotteau (1889, pl. 5, fig. 5) semble assez démonstrative à cet égard, de même que la photo de la région péristomienne d'*E. crassa* donnée récemment par Kier (1962, pl. 31, fig. 4). De là, les particules sont absorbées par la bouche grâce à des mouvements ciliaires.

Cependant des modalités diverses se présentent selon la morphologie de l'infundibulum péristomal. Habituellement le péristome apparent s'ouvre au fond d'une légère dépression, entre des bourrelets modérément développés, et se trouve de ce fait éloigné du substratum. Les podia phyllodéens, à l'abri du contact immédiat avec celui-ci, ont donc toute latitude pour s'étendre à la recherche des particules nutritives. Au contraire, chez les *Hypsoclypus*, l'infundibulum étant réduit au goulot péristomal, le péristome apparent repose sur le sédiment. Sans doute est-ce pour mettre à l'abri les podia et permettre leur libre jeu, qu'il existe dans la région du phyllode de véritable gouttières ambulacraires, excavées entre les très forts bourrelets interambulacraires.

Un goulot péristomal profond éloigne le péristome du substratum et ménage l'espace nécessaire à la grille réalisée par les petits radioles qui garnissent sa paroi. Cette grille semble être d'autant plus efficace qu'un plus grand nombre de radioles intervient, ce qui a lieu grâce à l'approfondissement du goulot péristomal. Nichols (1959a, p. 77) admet un tel point de vue en ce qui concerne les Micrasters.

Il y a lieu de rappeler ici le cas d'un exemplaire d'*E. blaviensis* cité précédemment (p. 122) comme ayant un floscelle rappelant celui des *Hypsoclypus*. Cet exemplaire, de la forme très bombée fréquente chez cette espèce, avec l'ambitus situé très haut au-dessus du plan de base,

(1) Mortensen (1948 b, p. 288) a trouvé l'intestin d'un *E. depressa* rempli de Foraminifères (*Globigerina*, etc.) et de petites coquilles.

Source : MNHN, Paris

présente précisément une zone basicoronale presque plane, à peine déclive vers le péristome. Il y a donc de profondes dépressions au niveau des phyllodes.

Pour Hawkins (1911, p. 257 et 262) la bouche labiée d'un Spatangidé et la bouche à floscelle d'un Cassidulidé (et aussi d'un Echinolampe) sont deux adaptations au même mode de vie, les bourrelets chez ce dernier remplissant la même fonction que le labre chez le premier.

Chez les Micrasters un développement du labre qui va jusqu'à recouvrir le péristome se produit au cours du temps. Il est interprété par Nichols (1959a, p. 77) comme favorable à l'animal, en ce que, parmi les particules apportées à la bouche, un moins grand nombre d'entre elles retombent sur le fond. Si on se place à ce point de vue il semble qu'on puisse admettre que les bourrelets remplissent un rôle analogue par les radioles qui les garnissent.

Résumé. — Le goulot péristomal se forme au cours de l'ontogénie. Il est parfois incliné vers l'avant. Le diamètre du péristome est relativement plus grand chez le jeune. Circulaire aux stades précoces, le péristome devient ensuite transverse, puis subpentagonal. Un péristome elliptique dénote un degré d'évolution peu avancé. La morphologie du péristome est assez variable chez l'adulte. Chez *E. rogeri*, des bourrelets saillants réalisent un péristome étoilé ; ils sont comparés au labre des Spatangues.

La disposition des plaques délimitant le péristome est la même chez *Conolampas* et *Echinolampas*. La membrane péristomienne d'un *E. rogeri* semble conservée.

Les très jeunes Echinolampes possèdent une lanterne d'Aristote et une ceinture pérignathique bien développée. *Conolampas sigsbei* conserve à l'état adulte des auricules rudimentaires. *Hypsoclypus* n'a pas d'appareil masticateur, conformément à l'opinion admise, mais en revanche il présente des vestiges d'auricules, de même que certaines espèces d'*Echinolampas*.

La partie évasée de l'infundibulum péristomal permet le libre jeu des podia phyllodéens. Chez les *Hypsoclypus*, les profondes dépressions des phyllodes remplissent le même rôle. L'approfondissement du goulot péristomal semble avantageux pour l'Oursin (plus grand nombre de petits radioles, formant une grille plus efficace pour retenir les particules nutritives). La fonction des bourrelets est assimilée à celle du labre des Spatangues.

XIII. — PÉRIPROCTE

A) MORPHOLOGIE ET STRUCTURE

On prendra pour exemple un *E. blaviensis* (fig. 1-3). Comme chez tous les Echinolampes, le périprocte, de contour ovale transversalement, est situé au-dessous de l'ambitus. Celui-ci s'abaisse considérablement du côté postérieur, en sorte que la zone latéro-adorale est très réduite. On peut noter la hauteur à laquelle se trouve le bord supérieur du périprocte par rapport au plan de base. Elle est ici de 7 mm, pour les dimensions générales suivantes : longueur 60,4 mm ; largeur 50,8 mm ; hauteur 38,8 mm.

Vu de l'arrière, l'Oursin reposant en position normale sur un plan horizontal, le périprocte ne s'offre pas dans toute son étendue, non plus que lorsqu'on l'observe la face orale de l'animal étant vue en plan. En effet il s'ouvre dans un plan différent du plan de base. On peut appré-

Source : MNHN, Paris

cier l'inclinaison de ce plan par rapport à celui-ci : dans le cas envisagé elle est d'environ 135°. Le périprocte est qualifié d'inframarginal. Vu sous son plus grand diamètre il mesure 10 mm sur 6 mm, son contour étant un peu plus élargi adapicalement que dans sa partie adorale. On remarque aussi une faible irrégularité dans la partie gauche (à droite sur la fig. 98), peut-être due à une légère lésion cicatrisée, à moins qu'elle ne remonte plus vraisemblablement à la précoce ontogénie.

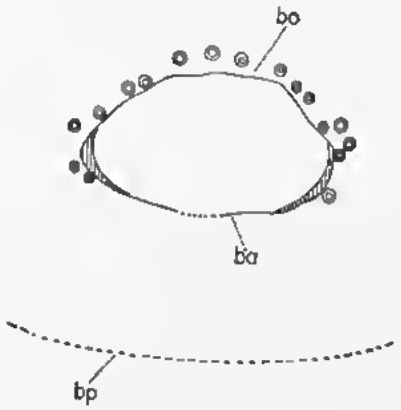


FIG. 98. — *E. blaviensis*, exemplaire des fig. 1-3. — Périprocte vu sous son plus grand diamètre (x 3). (ba : bord adapical ; bo : bord adoral ; bp : bord postérieur de la thèque).

On peut observer le test qui borde le périprocte. A l'extérieur les tubercules qui couvrent l'ensemble de la thèque n'offrent rien de particulier. En dedans on distingue la trace laissée par l'insertion des plaques recouvrant le périproete. C'est une ligne suivant le pourtour du périprocte, très proche de l'orifice, et séparant un bourrelet granuleux, légèrement invaginé, sur lequel se continue l'ornementation de la thèque, de la face interne de celle-ci, tout à fait lisse en cet endroit. Suivant les spécimens cette ligne est plus ou moins nette.

Sur le vivant le périprocte est fermé presque complètement par les plaques périproctales, qui semblent n'avoir jamais été retrouvées chez un fossile. Chez les Echinolampadidés, selon MORTENSEN (1948b, p. 266), il y en aurait toujours trois grandes du côté adoral et quelques petites ou aucune près de l'anus, qui s'ouvre du côté opposé. C'est en réalité un peu plus compliqué, puisque *E. rangi* présente quatre grandes plaques adorales (A. AGASSIZ 1872-1874, pl. 15, fig. 7, sous le nom d'*E. hellei*) et que *E. sternopetala* possède bien trois grandes plaques adorales, mais aussi de très nombreuses petites entourant l'anus (H. L. CLARK 1917, pl. 147, fig. 1). Les grandes plaques sont couvertes de tubercules et de granules. L'orifice anal est très petit.

On doit signaler ici que les dessins représentant le périprocte donnés par les auteurs sont diversement orientés. Le bord adoral est placé tantôt vers le haut (A. AGASSIZ 1872-1874, 1883), tantôt vers le bas de la figure (H. L. CLARK 1917, MORTENSEN 1918b). Les deux orientations peuvent être défendues. La première est adoptée ici. On admet que le périprocte se

Source : MNHN, Paris

trouvant au-dessous de l'ambitus, donc à la face orale, doit être orienté comme celle-ci, c'est-à-dire le bord postérieur vers l'arrière. Dans la deuxième on considère la position du périprocte, la thèque étant vue par l'arrière, et on place naturellement le bord adapical vers le haut et le bord opposé vers le bas.

L'anus est toujours du côté adapical, donc dans la situation la plus postérieure et la plus éloignée du plan de base qu'il est possible. Chez les Holectypoïdes, Hawkins (1912, p. 467) notait que l'anus prend une position aussi proche que possible de l'ambitus, c'est-à-dire de la partie la plus postérieure du test.

B) ONTOGÉNIE

Comment se réalise cette structure, quelles sont les transformations qui se produisent au cours de l'ontogénie ? Le développement est particulièrement bien connu chez *Conolampas sigsbei*. A 3,4 mm, d'après *Pygastrides relictus*, malheureusement endommagé (Lovén 1888, pl. 1, fig. 2), le périprocte est ouvert sur la face apicale de l'Oursin, « s'avançant dans l'interambulacre 5 apparemment presque jusqu'à l'ambitus » (Hawkins 1918b, p. 491). A 4 mm il est placé à l'extrémité postérieure tronquée de la thèque, juste au-dessous de l'ambitus ; il n'est pas entièrement visible lorsqu'on regarde l'animal par la face orale. A 12,7 mm, entièrement visible à la face orale, il fait un angle plus grand avec le plan de base, il est donc moins incliné (A. Agassiz 1872-1874, p. 337 et 742, pl. 16, fig. 2-3 et 9-10). Chez l'adulte, comme il est habituel chez *Conolampas*, la face orale est à peu près complètement plane et le périprocte est situé entièrement dans la zone basicoronale. Il est invisible de l'arrière, il est dit infère. Il y a donc en quelque sorte migration du périprocte vers l'arrière, de la face apicale à la face orale.

Chez *E. depressa* les transformations sont analogues. Le périprocte, d'abord « à la face postérieure de la thèque » à 5 mm, occupe un plan très oblique à 30 mm, puis moins oblique à l'état adulte (A. Agassiz 1872-1874, pl. 16, fig. 18-19 ; 1883, p. 47, pl. 16, fig. 2-3, pl. 24, fig. 2-3).

De tels stades peuvent être observés aussi chez des espèces fossiles. Kier (1962, p. 116, pl. 32, fig. 3-4) a figuré l'holotype d'*E. lehoni*, qui présente à 9,5 mm les caractères d'une forme immature. Son périprocte s'ouvre très haut sur la face postérieure, dans un plan très oblique par rapport au plan de base.

D'autres genres de Cassiduloïdes subissent des transformations comparables au cours de l'ontogénie. Ainsi chez *Rhyncholampas pacifica*, Kier (1962, p. 182-183) a décrit un périprocte qui prend une position plus postérieure et moins haute sur la thèque, avec une ouverture devenant plus verticale et moins grande. Parmi les Echinobrissidés, Devriès (1960c, p. 89 et 91) a reconnu aussi un déplacement du périprocte vers l'arrière durant la croissance chez *Echinobrissus pseudominimus* et *Bothriopygus n. sp.* Du reste cette migration du périprocte est une loi générale chez les Exocycles.

Source : MNHN, Paris

C) VARIATION A L'ÉTAT ADULTE

Il y a aussi une variation importante à l'état adulte. Elle se manifeste déjà à l'intérieur d'une même espèce, où la forme, la hauteur du bord adapical et l'inclinaison sur le plan de base (d'où résulte la position à l'égard du substratum), présentent des fluctuations en rapport avec la variabilité de l'espèce envisagée. Chez *E. stellifera*, LAMBERT (1912-1927, p. 42) note que la largeur proportionnelle, la forme plus ou moins subtrigone du périprocte varient d'un individu à l'autre. Dans le genre *Conoclypus* que, récemment, PHILIP (1963, p. 723) a proposé de placer parmi les Cassiduloïdes avec quelque raison, FOURTAU (1899a, p. 3, fig. 2) a décrit des variations de forme et de position du périprocte particulièrement importantes chez *C. delanouei*. Selon LAMBERT et THIÉRY (1909-1925, p. 373), des variations dans la position du périprocte peuvent intéresser les individus d'une même espèce chez certains Cassidulidés *(Echinanthus, Pliolampas)*.

A côté de ces changements dans la position à la surface de la thèque, il se produit aussi une réduction des dimensions relatives et parfois peut-être une modification de la forme. *E. heberti* en offre un exemple, avec un individu jeune décrit par COTTEAU (1862, p. 71, pl. 10, fig. 3-6) comme *Pygaulus heberti*. Cet auteur insiste sur son périprocte très nettement triangulaire, caractère qui le rapproche selon lui des *Caratomus*.

On a signalé l'existence d'individus au périprocte rond chez certaines espèces. C'est le cas pour un *E. ovalis*, qui présente un périprocte extrêmement peu transverse (LAMBERT 1912 (1912-1927), p. 48) (pl. VI, fig. 3). Chez *E. bothriopygoides*, le même auteur (1937, p. 87) mentionne aussi un spécimen au « périprocte accidentellement arrondi », qu'il compare au précédent. L'interprétation de cette morphologie est difficile. LAMBERT a fait allusion tantôt au genre *Pliolampas*, tantôt à *Prololampas*, mais ces rapprochements paraissent peu justifiés. Il semble qu'il s'agisse d'anomalies purement individuelles.

Le cas d'un *E. burdigalensis girundica* est plus intéressant. Cet échantillon provenant du Lutétien de Couquèques (Gironde) (coll. Centre de Géologie approfondie de Bordeaux) a les dimensions suivantes : longueur 50,5 mm ; largeur 47,2 mm ; hauteur 23,3 mm ; distance centre de l'apex - centre de la thèque 1 mm ; distance centre du péristome - centre de la thèque 5,5 mm. Il offre des caractères un peu aberrants. La face apicale est normale pour l'espèce ; la face orale, déprimée longitudinalement en arrière du péristome, qui est très excentrique en avant, présente comme une large gouttière éloignant le périprocte du plan de base. Ce dernier est très allongé, piriforme, légèrement dissymétrique, plus développé à droite qu'à gauche, tout à fait infère, donc invisible de l'arrière de la thèque (fig. 99). Il rappelle par sa position et par sa forme celui du genre *Amblypygus*. Celui-ci a été considéré par HAWKINS (1912, p. 491 ; 1920b, p. 400) comme très proche parent d'*Echinolampas*. MORTENSEN aussi (1948b, p. 269) admet des relations entre eux, mais, pour lui, le périprocte hautement spécialisé d'*Amblypygus* l'empêcherait d'avoir donné naissance à un Echinolampadidé. Sans discuter ici le bien-

Source : MNHN, Paris

fondé de cette opinion, on remarquera que la présence d'un périprocte d'*Amblypygus* chez un *Echinolampas* souligne les affinités existant entre les deux genres.

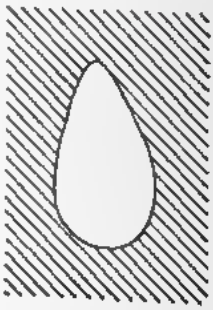


FIG. 99. — *E. burdigalensis girundica*, Lutétien, Couquèques (Gironde) (coll. Centre de Géologie approfondie de Bordeaux). — Périprocte de forme anormale, rappelant celle du périprocte d'*Amblypygus* (x 3).

La hauteur du bord adapical et l'inclinaison du plan du périprocte par rapport au plan de base de l'Oursin sont plus ou moins liées entre elles, bien qu'elles ne dépendent pas nécessairement l'une de l'autre. Le plus souvent à un bord adapical assez haut est associé un périprocte très incliné, à un bord adapical qui touche le plan de base un périprocte dont le plan se confond avec celui-ci.

Il y a une certaine variation à l'intérieur d'une même espèce. Chez *E. sternopetala*, CLARK (1917, p. 116) énonce l'idée que l'angle fait par le plan du périprocte avec la face orale du test peut varier de 130° à 150°.

E. appendiculata présente parfois un périprocte particulièrement haut sur la face postérieure, associé à un interambulacre impair bombé à la face orale. Un individu de l'Eocène moyen de Wilmington (Caroline du Nord) (coll. J. R.) mesure 40,5 mm sur 34 mm et 21 mm de dimensions principales. La hauteur du bord adapical du périprocte sur le plan de base atteint 8 mm. Le rapport à la hauteur totale égale 0,38 alors que, chez l'*E. blaviensis* cité précédemment, il équivaut à 7 mm : 38,8 mm = 0,18.

Certains exemplaires d'*E. goujoni* offrent une physionomie particulière (fig. 4F et pl. 11, fig. 1-4). Leur face orale constitue une large gouttière longitudinale, particulièrement relevée à la partie postérieure. Le périprocte se trouve donc très haut par rapport au plan de base, mais il est très peu oblique vis-à-vis de lui. Le même cas vient d'être signalé en ce qui concerne un *E. burdigalensis girundica*.

La variation de la position du périprocte atteint parfois un degré tel qu'elle semble dépasser les limites admises du genre *Echinolampas*. Plusieurs exemples peuvent en être donnés. LAMBERT (1906b) décrivit un *Plagiopygus daradensis*, du Lutétien du Sénégal, qu'il plaça par la suite (LAMBERT et THIÉRY 1909-1925, p. 368) parmi les *Rhyncholampas*, ce genre étant, selon MORTENSEN (1948b, p. 198), synonyme de *Cassidulus*. TESSIER (1952, p. 301) admit ultérieurement qu'il s'agissait d'un *Echinolampas anceps* détérioré. Cependant ROMAN et GORODISKI (1959, p. 18, pl. 2, fig. 1-4) signalèrent un individu de cette espèce, sous le nom de *Cassidulus daradensis* (Lambert), dont le périprocte est qualifié d'« à peu près marginal ». En effet celui-ci est situé un peu plus haut que chez

Source : MNHN, Paris

les *E. anceps* typiques, mais les autres caractères concordent bien. On a donc pu voir dans cette forme un *E. anceps* avec un périprocte de *Cassidulus* (ou de *Rhyncholampas*).

Les genres *Echinolampas* et *Rhyncholampas* sont assez proches l'un de l'autre. Au cours de l'ontogénie le premier passe par un stade à périprocte assez haut qui, malgré le bord postérieur de la thèque plus rentrant, pourrait faire songer à l'état adulte du dernier. C'est ce qui a lieu pour *E. angustifolia* (Duncan et Sladen 1884, p. 164, pl. 30, fig. 1-9). Parmi les spécimens figurés sous ce nom, Lambert (*in* Lambert et Thiéry 1909-1925, p. 370) a distingué comme *Rhyncholampas sindensis* un individu qui était considéré par les auteurs comme un jeune de la première espèce. Et de fait il présente apparemment bien la physionomie de ce dernier genre.

Un autre exemple des rapports entre *Echinolampas* et *Rhyncholampas* est fourni par *Anisopetalus oliverai* Marchesini Santos 1958. Le genre a été mis en synonymie avec *Rhyncholampas* par Kier (1962, p. 183), tandis que l'espèce était placée parmi les *Echinolampas* par le même auteur (1962, p. 184).

De tout cela on doit retenir surtout la valeur systématique de la position du périprocte. Malgré certains cas un peu aberrants qui peuvent prêter à confusion, celui-ci reste un bon caractère générique.

D) INTERPRÉTATION BIOLOGIQUE DES VARIATIONS DU PÉRIPROCTE

Il reste à examiner les incidences que peuvent avoir sur le plan biologique les variations présentées par le periproete. Son déplacement depuis le voisinage de l'apex jusqu'à la face orale, qui a lieu chez les Exocycles, a été mis en relation avec le développement à la face apicale de podia jouant le rôle de branchies ainsi qu'avec la formation d'ambulacres pétaloïdes (Termier et Termier 1953, p. 864 ; Kier 1962, p. 13). On conçoit immédiatement l'avantage pour l'animal, qui en outre assumait un mode de vie plus sédentaire que les Endocycles. Les produits d'excrétion risquaient d'autant moins de venir souiller les podia branchiaux que le périprocte était situé plus bas sur la face postérieure. Il est intéressant à cet égard de remarquer que les Echinolampes subhémisphériques ou subconiques, à pétales très longs, avec l'ambitus placé très près du plan de base, ont souvent leur périproete tout à fait infère, s'ouvrant contre le substratum. Les espèces du groupe des *Palaeolampas* comme *E. fraasi*, et les *Hypsoclypus* en sont des exemples (fig. 4M). A l'inverse, les formes ovoïdes, à pétales lancéolés relativement courts, à l'ambitus assez haut, ont leur périprocte inframarginal, s'ouvrant au-dessus du plan de base (fig. 4J).

Résumé. — Au cours de l'ontogénie, le périproete migre de la face apicale à la face orale de la thèque. Chez l'adulte la hauteur du bord adapical et l'inclinaison du plan du périproete, par rapport au plan de base, sont variables, de même que sa forme. Un spécimen à périproete d'*Amblypygus* met en évidence les affinités avec ce genre. Par la position de leur périproete sur la face postérieure de la thèque, certains *Echinolampas* réalisent une convergence avec le genre *Rhyncholampas*. Le périproete fournit un bon caractère générique. La disposition du périproete est en relation avec le développement des pétales

Source : MNHN, Paris

XIV. - AIRES INTERAMBULACRAIRES

A) GÉNÉRALITÉS

Il a déjà été question des interambulacres dans ce qui précède. Certaines structures anatomiques qui en font partie ont été étudiées à propos d'autres appareils — ainsi les bourrelets du floscelle, examinés à la suite du péristome — ou en elles-mêmes — le périprocte. Il convient cependant de rappeler ici avec R. de Saint-Seine (1958) que le terme d'interambulacre correspond à une notion uniquement morphologique. En réalité chaque interambulacre dépend pour moitié des deux aires ambulacraires qui l'encadrent. C'est ce qui résulte du mode d'apparition des plaques nouvellement formées au cours du développement ontogénique. En effet les assules interambulacraires, de même que les ambulacraires, prennent naissance « en des *zones placogènes* situées en bordure des radiales » (ou ocellaires) (Saint-Seine 1958, p. 367), en sorte que chaque interambulacre dépend ontogéniquement de deux radiales différentes, mais ne présente aucun rapport autre que topographique avec la plaque située en position interradiale ou génitale. Ce fait ressort aussi de la figure donnée par Termier et Termier (1953, p. 901, fig. 165), d'après un *Stomechinus*.

B) ASPECT DES ZONES DE CROISSANCE

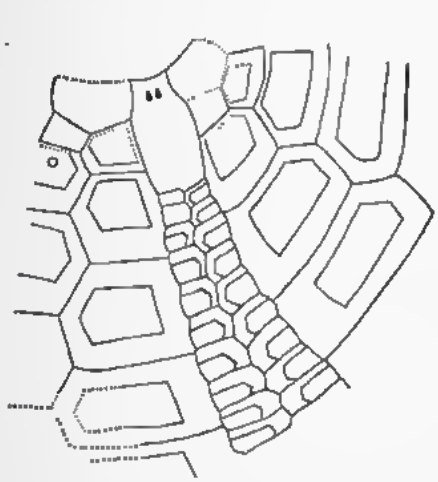
Les aires interambulacraires sont constituées par des plaques très grandes en regard des assules ambulacraires. Assez tôt, la croissance intercalaire y devient plus importante que l'apparition de nouvelles plaques. Dans le genre *Dendraster*, Durham (1955, p. 90) admet que la plupart des plaques, à l'exception de celles des pétales, sont formées au moment de la métamorphose ou immédiatement après. Ces circonstances permettent d'étudier tout particulièrement sur les plaques interambulacraires les modalités de la croissance en surface.

Certains spécimens ayant subi une érosion convenable ou présentant un état de conservation particulier — c'est le cas pour beaucoup d'*Echinolampas* provenant du gisement oligocène du Kef Irhoud (Algérie) — montrent distinctement les lignes de suture des plaques et aussi des zones de croissance sur celles-ci.

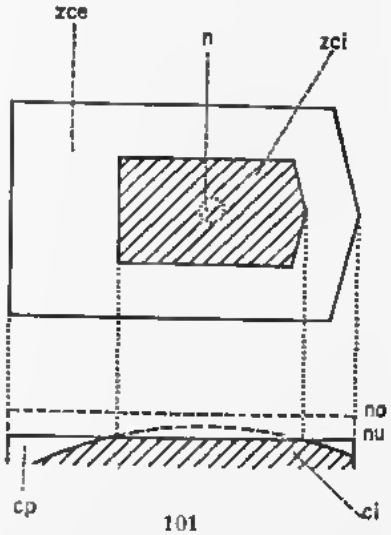
Sur un *E. florescens*, cela est particulièrement net en raison de l'aspect et de la couleur différents des diverses zones, là où l'usure a été suffisante (fig. 100 et 101, et pl. VI, fig. 4 et 5). On distingue généralement trois zones sur les interambulacraires. Au centre, se montre un noyau ou nucleus circulaire, entouré par la deuxième zone, laquelle est subpentagonale. Une troisième zone, externe, correspond au contour actuel de

Source : MNHN, Paris

la plaque. Là où l'usure a été maximale, à la face apicale, la zone externe a assez bien résisté. Les zones internes au contraire ont perdu leur couche superficielle blanche et sont durement attaquées. Elles présentent une couleur brune.



100



101

Fig. 100. — *E. florescens*, Oligocène, Kef Irhoud (Algérie) (coll. Lambert). — Face orale, vue partielle (ambulacre V et colonnes interambulacraires adjacentes), montrant les zones de croissance des plaques (x 3).

Fig. 101. — *E. florescens*, d'après la fig. 100. — Plaque interambulacraire avec zones de croissance, vue en plan et en coupe (schématique). (ci : couche non colorée ; cp : couche pigmentée ; n : nucleus ; no : niveau originel du test ; nu : niveau après usure ; zce : zone de croissance externe ; zci : zone de croissance interne).

Cet aspect semble s'expliquer en tenant compte des observations de Moore (1935-1936, p. 117). Cet auteur a noté que, chez *Echinus*, il existe une couche superficielle pigmentée, qui augmente d'épaisseur vers les bords de chaque plaque et qui est beaucoup plus dure que la couche non colorée sous-jacente. Ici la couche blanche résistante qui subsiste dans la zone externe de la plaque correspond à la couche pigmentée originelle, la couche brune, plus tendre, à la couche non colorée (fig. 101).

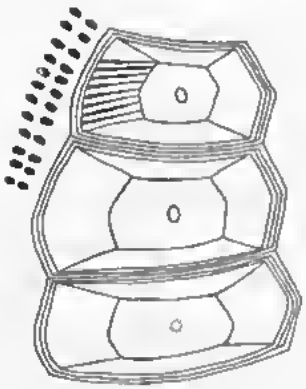
Sur les ambulacraires on observe aussi des zones de croissance.

Un *E. sulcata* (fig. 102 et 103 et pl. VI, fig. 6) offre une structure un peu plus compliquée, notamment dans son interambulacre 1. On retrouve trois zones principales, mais dans la troisième, des lignes unissent deux à deux les quatre sommets correspondant aux sutures transversales. La zone est ainsi subdivisée en quatre secteurs, dont ceux qui occupent une position méridienne sont trapézoïdaux. Comme dans le cas précédent il y a une différence d'aspect et de couleur : les secteurs méridiens tirent sur le brun, tandis que les transversaux restent blancs, de même que les zones centrales. Entre la zone la plus externe et les sutures on distingue encore une bande étroite, dont les caractères rappellent ceux des secteurs méridiens. Elle semble correspondre à des lignes d'accroissement.

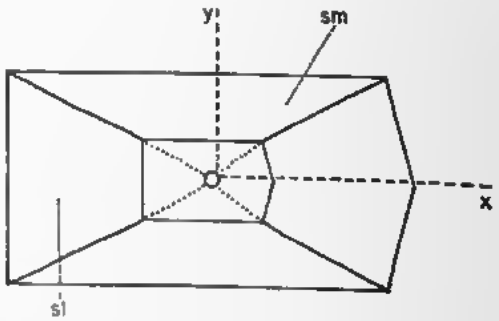
Cette structure s'explique vraisemblablement par les différences de résistance à l'érosion, selon que les diverses zones d'accroissement sont

Source : MNHN, Paris

plus ou moins rapprochées. Là où elles sont très distantes, l'usure est lente et la couche superficielle subsiste. Là où elles sont très voisines, l'érosion a agi plus vite et a mis à nu la couche profonde moins résistante. C'est le cas pour les secteurs méridiens de la zone de croissance la plus externe et pour les lignes de croissance marginales.



102



103

Fig. 102. — *E. sulcata*, Oligocène, (?) Kef Irhoud (Algérie) (coll. Muséum, Paléont.). — Face apicale, interambulacre 1, colonne a ; plaques avec zones de croissance (la plus adorale un peu déformée par la perspective) (x 3).

Fig. 103. — *E. sulcata*, d'après la fig. 102. — Plaque interambulacraire avec zones de croissance (schématique). (sl : secteur latéral ; sm : secteur méridien ; x, y : axes de coordonnées).

On doit aussi rapprocher ces structures, d'apparences analogues signalées chez *Echinus esculentus* par Deutler (1926, p. 130-131, fig. B et pl. 5). Selon cet auteur, pour une plaque donnée, la ligne joignant les sommets des zones de croissances successives donne en quelque sorte une représentation graphique de la croissance à partir du stade le plus jeune. En effet les coordonnées de chacun de ses points donnent la mesure de l'accroissement dans les directions transversales (x) et méridiennes (y) (fig. 103).

Il y a lieu de noter, dans la troisième zone de croissance (la plus externe) des secteurs latéraux adradiaux, l'existence de stries ayant une direction transversale du côté adapical, mais dont l'inclinaison sur l'horizontale augmente du côté adoral.

C) ZONES DE CROISSANCE DES PLAQUES DES ECHINIDES

Des zones de croissance, donnant des aspects analogues, existent chez beaucoup d'espèces d'Echinolampes. On a pu les observer chez les suivantes :

— A l'Eocène moyen : *E. stellifera* (exemplaire de Blaye (Gironde) (?), usé avec un abrasif) ;

Source : MNHN, Paris

— A l'Eocène supérieur : *E. ovalis* (du Bordelais (?)), usé avec un abrasif ;

— A l'Oligocène : *E. florescens, E. sulcata* (tous deux du Kef Irhoud (Algérie)) ;

— Au Miocène (étage indéterminé) : *E. hemisphaerica* (du Bordelais (?)) ;

— Au Miocène inférieur (Burdigalien) : *E. sp.* ex gr. *barcinensis* (de Kalaat Koseir, Hatay (Turquie)), *E. angulata nodulosa* (de la même provenance) ;

— Au Miocène moyen (Helvétien) : *E. barcinensis* (de Syrie), *Hypsoclypus semiglobus* (des Landes (?)) (pl. VII, fig. 6) ;

— Au Pliocène : *E. hoffmanni* (de Nabeul, Tunisie) ;

— A l'époque actuelle : *E. alexandri* (de la Mer Rouge).

Nul doute qu'on ne puisse les découvrir ou les mettre en évidence chez beaucoup d'autres espèces. Parmi les Cassiduloïdes, Durham (1955, p. 86) en signale chez *Conoclypus* et *Cyrtoma* (= *Gongrochanus* Kier 1962). On les connaît dans d'autres groupes d'Irréguliers : chez les Spatangoïdes : *Echinocorys* (Lambert 1903, p. 27-28, fig. 21), *Antillaster* (Durham 1955, p. 86) ; les Clypéastroïdes : *Clypeaster* (Zoeke 1952), *Scutellaster*, etc... (Durham 1955), *Scutella* (Schaffer 1962). Chez les Réguliers, Deutler (1926, p. 186) cite un certain nombre de genres où il les a observées. Avant lui elles ont été figurées chez *Echinus melo* par Koehler (1895, p. 336-337, pl. IX, fig. 1-2), ces figures étant reproduites par Ludwig et Hamann (1904, pl. 1, fig. 1-2). Plus généralement Termier et Termier (1947, p. 52) signalent l'existence de stries d'accroissement sur les plaques thécales des Echinodermes.

L'étude de ces zones de croissance est intéressante à plus d'un égard. Elle a permis d'élucider le mode de croissance du squelette. Une opinion longtemps admise est due à Jackson (1912, p. 51). Selon lui il y aurait apport de matière à l'extérieur et résorption à l'intérieur de chaque plaque, à la manière dont s'accroît un os long de Vertébré. Les auteurs ultérieurs (Deutler 1926, Moore 1935-1936, Durham 1955) s'inscrivent en faux contre cette théorie. Il semble que la croissance a lieu principalement sur les bords de chaque plaque et à un moindre degré sur sa face interne, la résorption n'intervenant pas. Cet accroissement a été qualifié de plurimarginal (Schmidt 1959, p. 643).

Les zones de croissance correspondent à divers stades de l'ontogénie. Elles permettent donc d'apprécier l'âge de l'individu un peu à la manière des anneaux annuels des arbres, comme l'a établi clairement Moore (1935-1936) en étudiant les plaques génitales d'*Echinus esculentus*. Durham (1955, p. 86) admet pour un exemplaire de cette espèce de 8 à 10 cm de diamètre un âge de cinq à sept ans, pour un *Clypeaster* de 18 cm un âge de vingt-cinq ans (!).

Il y a lieu de remarquer qu'une appréciation de l'âge d'un Oursin, pour être exacte, ne saurait être basée que sur l'examen d'une plaque remontant au stade le plus précoce de la vie, c'est-à-dire à l'époque de la métamorphose. Cette condition est cependant assez facilement remplie, puisqu'on admet que la plupart des plaques interambulacraires sont formées très précocement. Comme exemple on peut citer un *E. hoffmanni* de 7,25 cm de longueur, qui semble âgé de quatre ans.

Source : MNHN, Paris

Un autre intérêt des zones de croissance serait de reproduire la disposition des plaques existant chez des formes ancestrales. Il y aurait récapitulation de la phylogénie. Selon DURHAM (1951), *Anorthoscutum (= Scutellaster) interlineatum* aurait passé au cours de sa croissance par des stades rappelant *Dendraster* et *Heliophora*. Cependant cet auteur ne donne pas de précisions sur ce point dans ses publications ultérieures.

D) PLAQUES INTERAMBULACRAIRES BOMBÉES

Certaines espèces ont leurs plaques interambulacraires bombées à la face apicale. Cet aspect est connu depuis longtemps chez *E. sulcata* (COTTEAU 1889-1894, p. 119, pl. 238, fig. 3-6) (pl. VI, fig. 2). Il a été qualifié de tessellé, c'est-à-dire en damier ou en mosaïque. Il est particulièrement manifeste par suite d'une certaine usure du test, qui rend les sutures très visibles. LAMBERT (1938, p. 284) a proposé de voir dans la sous-espèce *nicaisei* seulement la forme non usée d'*E. sulcata*. Cependant cette structure n'est pas due uniquement à l'état d'usure, elle est constitutive de la thèque. D'autres espèces la présentent à diverses époques, en divers gisements : ainsi *E. angulata* et sa sous-espèce *nodulosa*, du Burdigalien et de l'Helvétien du bassin méditerranéen ; *E. tagliaferroi*, du Burdigalien de Malte.

Il y a parfois formation de renflements dans tous les interambulacres, entre lesquels les pétales apparaissent enfoncés. C'est le cas pour certains *E. sulcata*. Il est intéressant de le rapprocher de celui du Cassiduloïde *Conoclypus lucentinus* (COTTEAU 1890-1891, p. 85, pl. 12, fig. 5-6), chez lequel existent de très larges et profonds sillons, où sont logés les pétales. D'autres fois les ambulacres restent sensiblement à fleur de test et il y a des méplats de la thèque entre des côtes qui occupent la partie médiane des interambulacres. *E. vidali*, *E. acuminata* (PINAR et ROMAN 1953) en offrent des exemples. COTTEAU (1913, p. 108) note que les renflements linéaires correspondent, comme chez les *Schizaster*, *Opissaster*..., à un épaississement central de chaque plaque interambulacraire.

C'est au même phénomène qu'est dû l'aspect si bizarre de l'*Echinanthus ovatus* de LESKE (1778, pl. XX, fig. c-d), devenu plus tard le type du genre *Echinolampas*. Le long de la ligne médiane de son interambulacre postérieur, l'échantillon figuré présente en effet un sillon. Celui-ci, exagéré sur la figure donnée par LESKE, est compris entre les deux légères carènes qui suivent à peu près la ligne médiane des deux séries de plaques de l'interambulacre postérieur (voir MORTENSEN 1948b, p. 280). Cette apparence anormale a longtemps empêché de considérer *Echinanthus ovatus* comme le véritable type d'*Echinolampas* et explique qu'on lui ait préféré *E. oviformis* (Gmelin) (voir plus loin, p. 197).

E) MORPHOLOGIE DES PLAQUES

Il convient d'examiner la morphologie des plaques dans les interambulacres. Les plaques les premières formées au cours de l'ontogénie sont impaires, elle occupent le bord du péristome : ce sont les basicoronales

Source : MNHN, Paris

(fig. 70 et 104). Les plaques qui leur succèdent sont paires et inégales. La plus petite est considérée comme étant la plus ancienne. Elle est généralement dans les colonnes 1a, 2b, 3a, 4b, 5b dans le genre *Echinolampas*, de même que chez *Rhyncholampas pacifica* (Lovén 1874, pl. 7, fig. 67), mais il n'y a pas de loi valable pour tous les Echinides (Devriès 1960a, p. 45). Selon Lovén (1874, p. 47), dans ces mêmes colonnes, on retrouve au contact de l'apex des plaques plus grandes que les plaques adjacentes

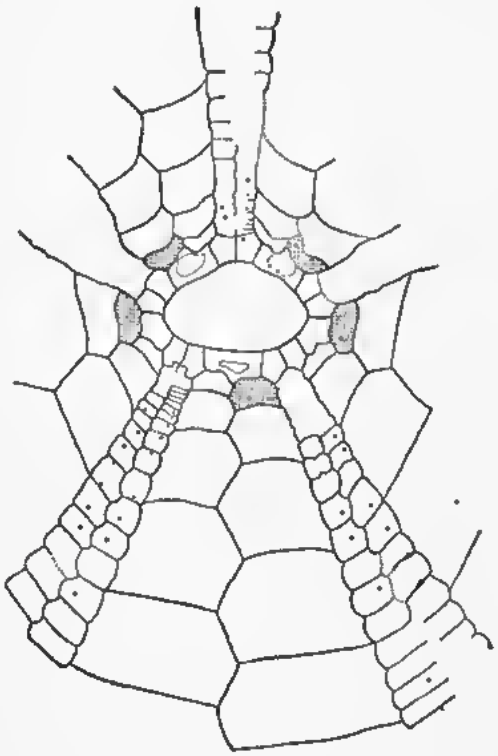
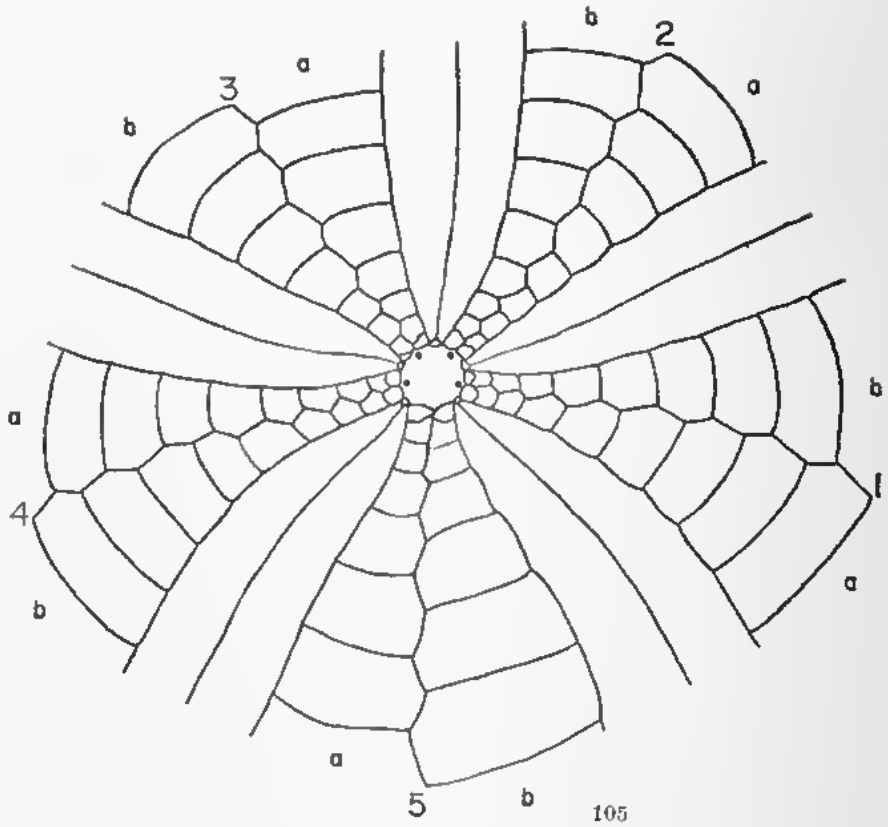


Fig. 104. — *E. sandiegensis*, Eocène moyen (?), San Diego de los Banos (Cuba) (coll. Muséum, Paléont.). — Face orale (vue partielle) (x 2). (en grisé, les plaques interambulacraires n° 2 les plus grandes).

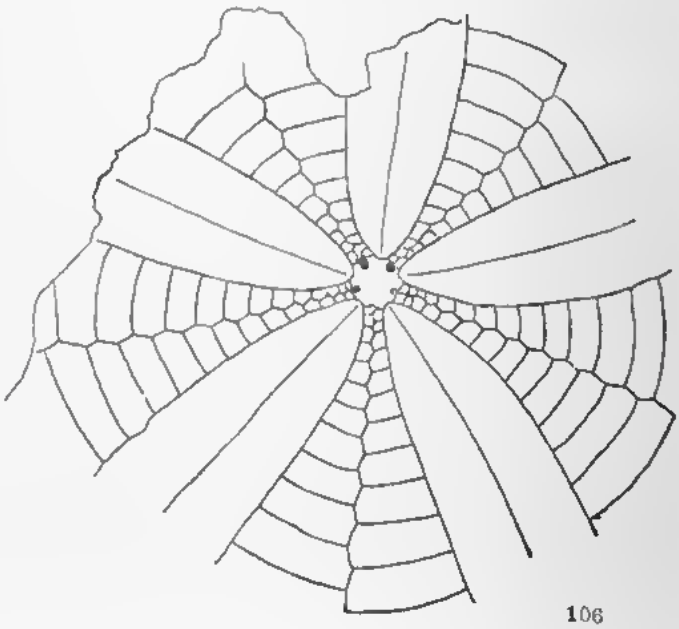
(puisque l'ensemble de la colonne est plus précoce que la colonne adjacente), mais cela n'est bien visible que chez les jeunes individus. Un plésiotype d'*E. cf. leymeriei* de Monfalco (Catalogne) (coll. Lambert) a permis de faire une observation concordante. D'autres échantillons d'espèces diverses conduisent à des résultats différents, surtout en ce qui concerne les plaques les plus tardivement apparues. Chez *E. sp.* (fig. 105) les grandes plaques proches de l'apex sont la, 2b, 3a, 4b, 5b ou 5a (?), ce qui coïncide avec la disposition habituelle. Mais chez *E. polita* (fig. 6) elles sont dans les colonnes 1b, 2b, 3b, 4b, 5a. *E. delorenzoi* (fig. 5 et 106) offre un arrangement très irrégulier des assules interambulacraires adapicales.

Il reste qu'on trouve peu d'anomalies notables dans la région moyenne de la couronne. Dans le cas précédent elles surviennent tard dans la vie de l'individu et ne causent pas de perturbations importantes. Chez un

Source : MNHN, Paris



105



106

FIG. 105. — *Echinolampas sp.*, exemplaire de la fig. 79 — Face apicale, vue partielle (les plaques ne sont pas indiquées dans les ambulacres) (x 2,75).

FIG. 106. — *E. delorenzoi*, exemplaire de la fig. 5. — Face apicale, vue partielle (les plaques ne sont pas indiquées dans les ambulacres) (x 2).

Source : MNHN, Paris

exemplaire d'*E. beaumonti coquandi* (pl. VII, fig. 2), existe une plaque, qu'on pourrait qualifier de composée, dans le demi-interambulacre 3a, à peu près à hauteur de l'ambitus. Du côté adradial une demi-plaque externe occupe presque toute l'étendue de la suture. Cela ne bouleverse en rien l'arrangement des autres plaques, qui restent très régulièrement superposées.

Dans la région voisine du péristome, un *E. barcinensis*, de l'Helvétien de Syrie (coll. Dubertret), présente aussi des plaques subdivisées dans ses interambulacres 1 et 4, avec en plus une structure anormale dans

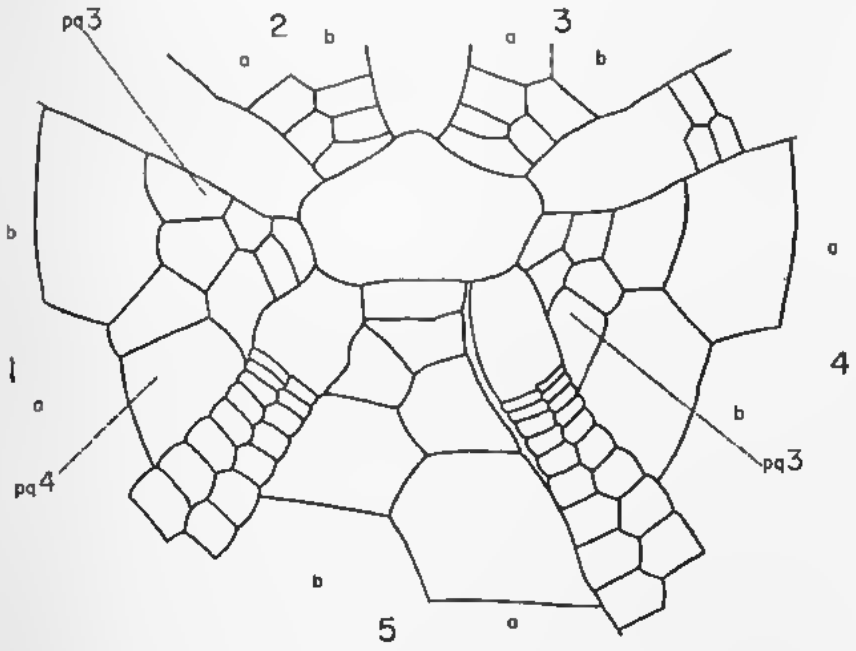


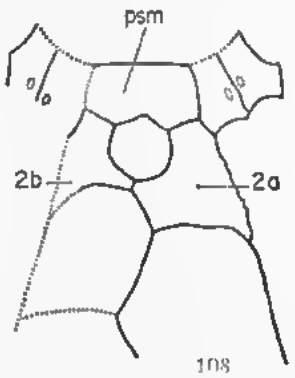
Fig. 107. — *E. barcinensis*, Helvétien, Syrie (coll. Dubertret, n° S 10 h 910). — Face orale, vue partielle (x 1,8). (pq 3 : plaque n° 3 ; pq 4 : plaque n° 4).

l'interambulacre impair (fig. 107 et pl. VII, fig. 1). La disposition générale des basicoronales obéit à la règle 1a, 2b, 3a, 4b, 5b. Les interambulacres antérieurs semblent normaux. Dans 1 et 4 la structure est analogue, mais sans qu'une symétrie quelconque puisse être mise en évidence. Les plaques 4, dans la colonne 1a, et 3, dans la colonne 1b, d'une part, 3 dans la colonne 4b d'autre part, sont constituées par deux éléments accolés, l'un pentagonal du côté de la suture médiane, l'autre plus ou moins trapézoïdal du côté adradial. Ce sont des plaques dédoublées rappelant certains Echinides paléozoïques et le fameux *Tetracidaris reynesi* Cotteau (1872) du Crétacé inférieur. Dans l'interambulacre 1, où le phénomène est le plus développé, on pourrait voir quatre colonnes de plaques, au lieu de deux selon la règle. Cependant il paraît difficile de trouver une homologie avec un genre donné. A. Agassiz (1872-1874, pl. 15, fig. 9) a figuré, chez un *E. depressa*, un interambulacre 1 présentant

Source : MNHN, Paris

deux plaques supplémentaires, intercalées entre les deux colonnes normales, disposition qui rappelle un peu celle qui vient d'être décrite, mais il ne s'explique pas sur cette anomalie.

Un *E. goujoni*, du Lutétien de Cherichira (Tunisie) (fig. 108) montre dans son interambulacre 5 une plaque impaire comprise entre la péristomienne et les deux premières plaques paires. Cette structure rappelle celle de la plaque primordiale interambulacraire de certains Arbaciidés,



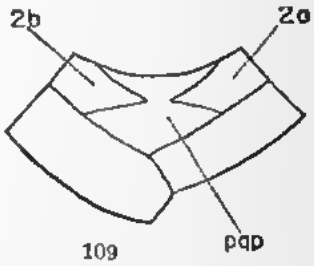


Fig. 108. — *E. goujoni*, Lutétien, Cherichira (Tunisie) (coll. Muséum, Paléont.). — Face orale, interambulacre 5 avec plaque impaire supplémentaire (x 7,5). (psm : péristomienne).

Fig. 109. — *Arbacia stellata*, époque actuelle, individu jeune (d'après Mortensen 1935, p. 534, fig. 320 c). — Partie adorale d'un interambulacre, vue de l'intérieur (x 15). (pqp : plaque primordiale).

mais sans qu'il soit possible d'établir une homologie complète. Chez ces Réguliers, cette plaque persiste durant toute la vie et présente souvent une forme particulière. Mortensen (1935, p. 535, fig. 320) mentionne plusieurs genres chez lesquels elle apparait rétrécie entre les deux premières interambulacraires (soit 2a et 2b). Il en est ainsi par exemple chez un jeune *Arbacia stellata* (fig. 109). Il serait facile d'imaginer la formation d'une suture entre celles-ci, isolant de la sorte une plaque impaire comme chez *E. goujoni*. Cependant, d'une part l'existence d'une telle suture chez *Pygmaeocidaris*, où elle avait été signalée, est fortement mise en doute par Mortensen. D'autre part la plaque impaire ainsi délimitée n'aurait pas les mêmes relations avec les interambulacraires 2a et 2b que chez *E. goujoni*. Chez celui-ci elle entre largement en contact avec la plaque primordiale et précède les interambulacraires 2a et 2b ; chez les Arbaciidés elle serait toujours plus ou moins séparée de la primordiale par les deux interambulacraires 2a et 2b, qui s'intercalent entre elles.

Il est intéressant aussi de rapprocher le cas d'un interambulacre postérieur pourvu de plusieurs plaques supplémentaires, signalé par Devriès (1960a, p. 168, pl. 34, fig. 6) chez un autre Cassiduloïde, *Phyllobrissus floridus*. Là il y a plusieurs plaques impaires, intercalées entre les deux colonnes normales.

L'interambulacre impair de l'*E. barcinensis* cité plus haut présente une structure moins extraordinaire que celle de ses interambulacres pairs postérieurs (fig. 107 et pl. VII, fig. 1). En arrière de la péristomienne,

Source : MNHN, Paris

se trouve une grande plaque impaire, très développée du côté de 5a et se terminant en coin du côté de 5b. Au delà commence l'alternance régulière des deux colonnes de plaques, avec la plus ancienne dans la colonne b comme il est de règle. La plaque faisant suite à la péristomienne doit être considérée comme résultant de la fusion des deux premières plaques paires 2a et 2b. En effet un autre spécimen d'*E. barcinensis*, de même provenance, peut être comparé. Il montre un arrangement des mêmes plaques normal, d'où résulte l'interprétation proposée. Au reste, dans l'interambulacre impair, les cas de fusion entre plaques semblent assez répandus. Lambert (1893, p. 70, fig. 10) note que chez les Echinolampadidés « il arrive fréquemment que 2' (= 2b) paraît se souder, soit avec 3' (= 3b), soit avec la péristomienne ». Ici il y a soudure avec la plaque adjacente 2a.

Un autre cas mérite d'être mentionné. Il s'agit d'un *E. goujoni*, du Lutétien de Cherichira (Tunisie) (fig. 110 et pl. VII, fig. 3). Les deux

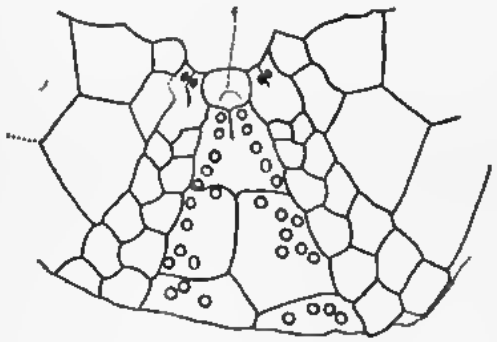


Fig. 110. — *E. goujoni*, Lutétien, Cherichira (Tunisie) (coll. Muséum, Paléont.). — Face orale, interambulacres postérieurs, l'impair en forme de plastron amphisterne (pores ambulacraires omis, tubercules figurés seulement sur l'interambulacre impair) (x 4). (*f* : ligne de fossettes).

premières plaques paires très allongées, paraissant soudées sur la ligne médiane, réalisent l'aspect d'un plastron amphisterne de Spatangoïde. L'ambulacre de gauche (I) présente une certaine asymétrie vers la gauche. Il est intéressant de constater ici l'apparition d'un tel plastron dans un groupe qui en est ordinairement dépourvu et qui est donc qualifié d'*asterne*. Cela vient à l'appui de la théorie qui fait dériver les divers types de plastrons d'un type asterne, recherché parmi les premiers Cassiduloïdes, les Galéropygidés (Devriès 1960a, p. 52).

Il convient de préciser qu'on entend plastron dans le sens où l'ont employé Lambert (1893, p. 57) et Devriès (1960a, p. 185), c'est-à-dire la partie de l'interambulacre impair située à la face orale. Chez les Echinolampes, on parle souvent de zone sternale, pour désigner la région de l'interambulacre impair comprise entre le péristome et le périprocte (et qui est donc équivalente au plastron des Spatangues), et plus précisément la partie médiane de cette région, qui présente souvent une ornementation particulière. Cette appellation ne semble pas très heureuse,

Source : MNHN, Paris

puisque dans la conception des auteurs précédents les plaques sternales sont les premières plaques paires du plastron, venant immédiatement après le labrum. On la conservera cependant ici pour se conformer à l'usage.

F) MORPHOLOGIE DE L'INTERAMBULACRE IMPAIR

L'interambulacre impair apparaît parfois comme particulièrement bombé à la face orale. C'est le cas pour certains *E. appendiculata* cités plus haut (p. 134), au périprocte placé particulièrement haut sur la face postérieure. Mais cet aspect n'est dû qu'à la position du périprocte. Chez un *E. angulata nodulosa*, du Burdigalien de Kalaat Koseir (Hatay, Turquie), au périprocte infère, les interambulacres sont tous bombés à la face orale et tout particulièrement l'impair (pl. VI, fig. 1). De plus le contour est rétréci en arrière et l'interambulacre impair saillant à la face apicale. Il en résulte une physionomie rostrée caractéristique.

Hawkins (1912, p. 465) a proposé une explication pour la forme allongée et plus ou moins carénée postérieurement de la thèque de certains Holectypoïdes, à périprocte marginal ou inframarginal, et des Spatangoïdes. Cette explication pourrait s'appliquer à la formation, à la face apicale, d'un interambulacre postérieur saillant chez les *Echinolampas*. Celle-ci serait sous la dépendance de la position du périprocte.

Au cours de la croissance, les plaques de l'interambulacre impair progressent à la face apicale et par-dessus l'ambitus. En arrivant au niveau du périprocte, elles seraient ralenties dans leur avance par suite de la largeur moindre de chaque colonne interambulacraire de part et d'autre de celui-ci. Par suite, elles s'entasseraient au-dessus du périprocte et donneraient naissance à la saillie de l'interambulacre.

G) RAPPORTS ENTRE LA MORPHOLOGIE DES INTERAMBULACRES ET LE MODE DE VIE DE L'ANIMAL

Par ce qui précède on a pu juger de l'importance des interambulacres dans la morphologie générale de la thèque. Elle n'est pas étonnante puisqu'ils occupent sur la corona une surface beaucoup plus grande que les aires ambulacraires. Les changements dans la morphologie ne peuvent manquer d'influer sur le mode de vie de l'animal, à moins qu'ils ne soient provoqués par celui-ci. Ils sont en tout cas en relation avec lui. On doit donc examiner à ce point de vue les diverses modalités des interambulacres.

On a vu plus haut que certains *Echinolampas* avaient leurs pétales un peu déprimés entre des interambulacres bombés. Ils rappellent par là les Spatangoïdes, chez lesquels des ambulacres plus ou moins profondément excavés se rencontrent souvent, particulièrement dans le genre *Schizaster*. L'existence d'un interambulacre postérieur en saillie par rapport au reste de la thèque, en sorte que le sommet se trouve placé

Source : MNHN, Paris

en arrière de l'appareil apical, est aussi un trait fréquent des Spatangoïdes. Il semble qu'il soit en rapport avec la vie enfouie de ces animaux.

A la face orale, des interambulacres renflés peuvent représenter un avantage pour l'individu, en ce qu'ils ménagent un intervalle entre la thèque et le substratum sur lequel elle repose. Cet intervalle permet un plus libre jeu des podia ambulacraires. L'apparition d'un interambulacre postérieur saillant et plus ou moins caréné réalise, semble-t-il, l'équivalent morphologique du plastron de certains Spatangidés. Chez *Spatangus purpureus* on a montré que la nature du fond pouvait modifier la morphologie du plastron (Devriès 1960a, p. 88). Le développement d'un interambulacre particulièrement bombé apparaît donc comme de caractère adaptatif.

Résumé. — Le terme d'interambulacre correspond à une notion purement morphologique. Les plaques interambulacraires permettent d'étudier la croissance intercalaire. Les zones de croissance diversement colorées d'un échantillon (*E. florescens*) sont interprétées comme correspondant à des couches différentes de la thèque. La ligne joignant les sommets des zones de croissance successives donne une représentation graphique de la croissance.

La croissance d'une plaque a lieu principalement sur ses bords et à un moindre degré sur sa face interne, sans qu'il y ait de résorption. Les zones de croissance permettent d'apprécier l'âge d'un individu. Il n'y a pas de loi générale concernant l'alternance des plaques interambulacraires dans les diverses colonnes.

Divers spécimens offrent des anomalies à la face orale. L'un présente des plaques dédoublées rappelant certains Echinides paléozoïques. Chez un autre, une plaque supplémentaire dans l'interambulacre impair évoque certains Arbacidés. Un troisième réalise l'aspect d'un plastron amphisterne de Spatangoïde dans son interambulacre impair.

Certains traits morphologiques des interambulacres se retrouvent chez les Spatangues,

XV. — TUBE DIGESTIF

Au cours de la revue successive des diverses parties d'un Echinolampe, on ne peut passer sous silence le tube digestif et les structures qui s'y rattachent. Certaines d'entre elles ont été examinées précédemment. Ce sont le péristome et la ceinture pérignathique, le périprocte et aussi l'apophyse apicale. En effet un des rôles de celle-ci est de servir à l'attache du mésentère rectal.

Dans ce chapitre on examinera les structures relatives à la partie proprement interne du tube digestif et non accessibles à l'observation de l'extérieur de la thèque.

A) GÉNÉRALITÉS

Le tube digestif est l'organe interne le plus volumineux des Oursins Irréguliers, notamment des Spatangidés. Il ne saurait échapper à l'attention. Dans le groupe étudié ici il a donné lieu à peu d'observations de la part des auteurs. A. Agassiz (1872-1874, p. 676-677, pl. 32) l'a décrit chez un genre voisin des Echinolampes, *Rhyncholampas*. Le même

Source : MNHN, Paris

auteur (1883, pl. 17, fig. 6a) figure une vue interne du périprocte chez *Conolampas sigsbei*. Chez les Spatangoïdes en revanche le tube digestif a été beaucoup plus étudié et des descriptions se trouvent dans les manuels (par exemple chez DELAGE et HÉROUARD 1903, p. 260).

Chez les Echinides fossiles l'étude du tube digestif se heurte naturellement à de grandes difficultés. L'organe lui-même a disparu, mais, chez les Oursins Irréguliers, il reste parfois des traces d'insertion des forts mésentères, qui servaient à attacher à la thèque, un tube digestif très lourd, lorsqu'il était rempli de sable ou de boue. Celles-ci peuvent se voir sur des moules internes ou à la face interne de thèques vidées de leur remplissage. LAMBERT et THIÉRY (1909-1925 (1924) p. 400, pl. 11, fig. 1) les ont signalées notamment chez des *Echinocorys* et des *Micraster*. Chez les Spatangoïdes il existe en outre une apophyse buccale, dans l'interradius 4, que DEVRIÈS (1960a, p. 149) a pu mettre en évidence, chez certains fossiles, au moyen de sections polies sériées. Chez les Echinolampes on observe seulement les traces des mésentères.

Elles ont été étudiées chez une espèce actuellement vivante et chez diverses espèces fossiles, d'après des moules internes ou des thèques vidées de leur remplissage. Avant de passer à la description de ces traces, il convient de résumer d'après A. AGASSIZ (1872-1874) la morphologie du tube digestif chez la seule forme actuelle de Cassiduloïde bien connue sous ce rapport, *Rhyncholampas pacifica*.

B) LE TUBE DIGESTIF CHEZ *RHYNCHOLAMPAS PACIFICA*

Pour la commodité on adopte ici la terminologie utilisée par DELAGE et HÉROUARD (1903, p. 163), mais en soulignant que, bien entendu, les termes d'œsophage, estomac et intestin n'impliquent pas d'homologie avec ces mêmes organes chez les Vertébrés. On suppose l'Oursin observé par la face apicale (fig. 111).

Le tube digestif débute par un œsophage très étroit, qui se dirige vers l'avant, légèrement à gauche de l'ambulacre impair, puis se recourbe vers l'arrière et s'ouvre dans l'estomac. Celui-ci est un large canal qui suit le bord de la thèque, en faisant un tour presque complet dans le sens inverse des aiguilles d'une montre. Au niveau de l'interambulacre antérieur droit (IA2) il fait demi-tour et s'ouvre dans l'intestin. Ce dernier est une volumineuse poche disposée au-dessus de l'estomac, qui dessine aussi une circonvolution autour de la thèque, mais en sens inverse. Lorsqu'il atteint l'extrémité antérieure gauche, il en sort un tube relativement étroit, le rectum, qui se dirige vers l'arrière en suivant à peu près l'axe du corps de l'animal, et se poursuit en ligne droite jusqu'à l'anus.

Le tube digestif fait donc deux fois le tour presque complet de la thèque : la première fois de la gauche vers la droite, c'est l'estomac ou anse directe ; la deuxième fois de la droite vers la gauche, c'est l'intestin ou anse récurrente. De solides mésentères sont nécessaires pour l'attacher à la thèque. A. AGASSIZ (1872-1874, p. 677) en distingue deux, ayant une disposition à peu près horizontale. L'un, interne, unit entre

Source : MNHN, Paris

eux les bords de l'estomac à travers la largeur de la thèque. Il ne peut avoir laissé de traces sur la face interne de celle-ci. L'autre, externe, attache le tube digestif à la thèque ; il doit être double puisqu'il y a deux circonvolutions. Son trace peut être reconnu à la face interne de la thèque.

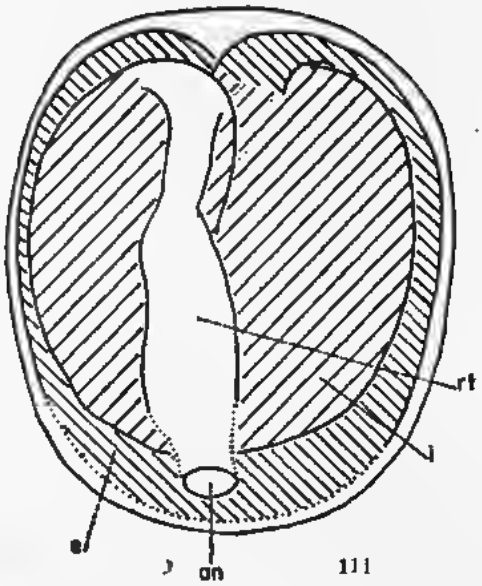


Fig. 111. — *Rhyncholampas pacifica* (A. Agassiz), époque actuelle, provenance non indiquée (inspiré d'A. Agassiz 1872-1874, pl. 32, fig. 1, grossie une fois et un tiers, légèrement modifiée). — Tube digestif, vu par la face apicale. (an : anus ; e : estomac ; i : intestin; rt : rectum).

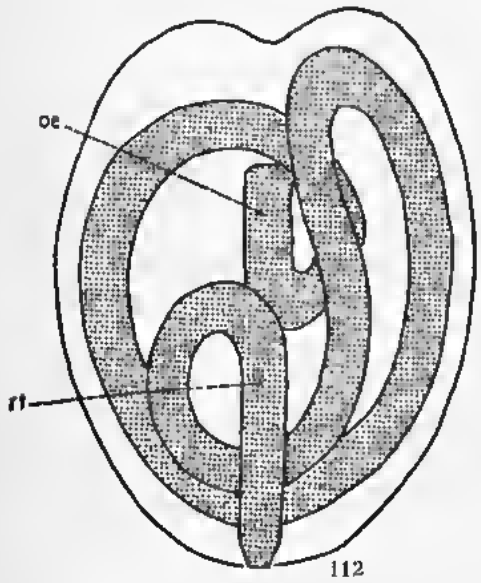


Fig. 112. — Spatangue indéterminé (d'après Devries 1953, pl. 4, fig. 1). — Tube digestif, vu par la face apicale (schéma). (oe : oesophage ; rt : rectum).

Sur un *Rhyncholampas pacifica* ouvert, vu par la face orale (A. Agassiz 1872-1874, pl. 32, fig. 2 ; pl. 33, fig. 2) on distingue la ligne d'insertion du mésentère soutenant l'intestin, qui fait le tour de la thèque. Du côté

Source : MNHN, Paris

droit de l'animal, donc à gauche sur les figures, cette ligne fait un coude vers le bas de la thèque. On ne peut suivre son tracé sur les figures d'A. Agassiz, mais on verra plus loin qu'elle va rejoindre la ligne mésentérique stomacale. A l'extrémité opposée, la ligne mésentérique se recourbe en direction de l'apex dans la colonne a de l'interambulacre 3. Dans cette partie, elle correspond donc au mésentère attachant le rectum à la thèque, qui est disposé à peu près verticalement. On doit remarquer que la figure 2 de la planche 32 d'A. Agassiz (contrairement à la fig. 2 de la pl. 33) est inexacte à cet égard. On sait que, plus loin, le mésentère rectal est attaché à l'apophyse apicale. Au delà de celle-ci on retrouve encore sa trace dans l'interambulacre postérieur. Il s'agit de deux lignes qui longent d'abord les bords internes des pétales, puis s'en écartent avant leur extrémité, pour venir converger de part et d'autre du périprocte. Elles sont bien visibles sur les figures données par A. Agassiz.

C) LES LIGNES MÉSENTÉRIQUES CHEZ *ECHINOLAMPAS RANGI*

On examinera maintenant le tracé et la structure des lignes d'insertion des mésentères, ou plus simplement des lignes mésentériques, à la face interne de la thèque d'un *E. rangi* (fig. 113 et 114, cf. fig. 117).

On n'a pas trouvé trace d'un mésentère attachant l'œsophage. En revanche les mésentères stomacal, intestinal et rectal laissent des empreintes bien distinctes. Ce sont de fines ponctuations ou des festons plus ou moins hauts et serrés, en légère saillie sur la face interne de la thèque (pl. IV, fig. 1).

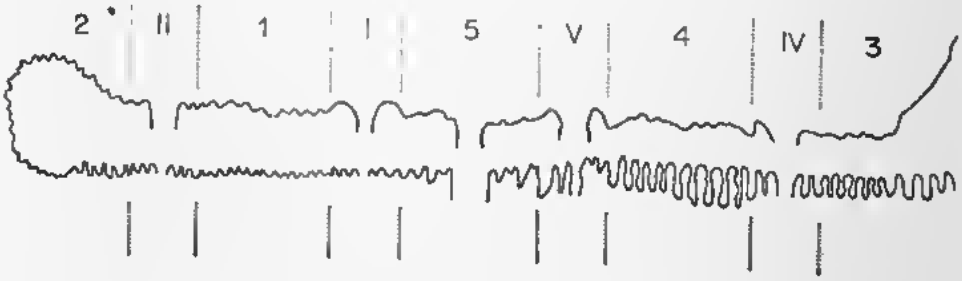


Fig. 113. — *E. rangi*, exemplaire de la fig. 11. — Tracé des lignes mésentériques, à la face interne de la thèque (l'Oursin, placé en position normale de vie et regardé par l'avant, est comparé à un cylindre dressé ; la paroi de la thèque est supposée coupée suivant une génératrice correspondant au radius III, déroulée de part et d'autre de celle-ci et rabattue sur le plan de la figure).

A son début, dans l'interambulacre 3, très près de la suture adradiale, l'insertion du mésentère stomacal se présente comme une ligne de festons peu accentués, située à peu près au niveau de l'ambitus. Celle-ci se poursuit vers l'arrière, avec des festons beaucoup plus marqués, atteignant 5 mm de hauteur. Dans les ambulacres, elle ne s'interrompt que

Source : MNHN, Paris

sur leur partie perradiale, laissant alors passage aux orifices internes des pores ambulacraires (pl. IV, fig. 1). Dans l'interambulacre postérieur, elle cesse dans la région médiane où passe le rectum, pour reprendre symétriquement. Dans l'interambulacre 1 elle est plus faiblement accusée et située un peu plus bas, au-dessous de l'ambitus. Dans l'interambulacre 2 enfin, elle se poursuit d'abord à peu près horizontalement, puis, dans la partie médiane de la colonne 2b, elle se met à monter et fait un coude brusque au voisinage de la suture adradiale, pour venir se raccorder à la ligne mésentérique intestinale, qui repart en sens inverse.

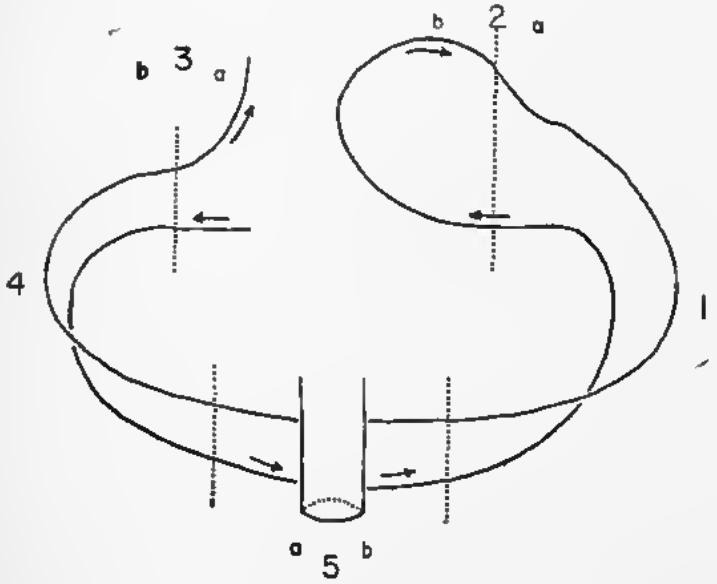


Fig. 114. — *E. rangi*, exemplaire de la fig. 11. — Tracé des lignes mésentériques, à la face interne de la thèque (schéma perspectif, l'Oursin étant regardé par la face apicale). Comparer avec les fig. 111 et 113 : le rebroussement de la ligne mésentérique (dans l'interambulacre 2) se trouve ici à droite, alors qu'il est placé à gauche sur la fig. 113 ; l'inverse à lieu pour la ligne rectale (dans l'interambulacre 3), à gauche ici et à droite sur la fig. 113. (les flèches indiquent le cours du tube digestif, depuis le début de l'estomac jusqu'à la fin de l'intestin).

La ligne mésentérique intestinale est disposée dans un plan à peu près parallèle à celui de la précédente, mais plus haut à la face interne de la thèque. Elle présente des festons moins accusés. Après la courbe correspondant à la zone de jonction avec la ligne stomacale, elle descend dans la colonne 2a, puis court régulièrement, en s'interrompant au niveau des colonnes de pores ambulacraires, jusqu'à l'interambulacre postérieur. Là elle cesse brusquement comme la ligne stomacale et reprend un tracé symétrique au delà. Dans l'interambulacre 3 elle reste d'abord à peu près horizontale, mais très peu festonnée, puis vers la suture médiane elle monte assez brusquement et vient ensuite presque s'accoler au pétale impair, plus haut que son extrémité distale. Il s'agit dès lors de la ligne mésentérique rectale.

Source : MNHN, Paris

Celle-ci faiblement marquée se continue jusqu'au voisinage de l'apex. On la retrouve ensuite dans l'interambulacre postérieur sous la forme de deux lignes peu accusées qui suivent les pétales postérieurs, puis s'en détachent bien avant leur extrémité distale. Elles convergent d'abord et deviennent à peu près parallèles entre elles avant de se terminer de chaque côté du périprocte. Elles délimitent dans l'espace compris entre elles, de part et d'autre de la suture médiane, une légère dépression de la face interne de la thèque, correspondant à un faible amincissement des plaques à ce niveau. C'est là que passe le rectum (cf. fig. 116).

A. Agassiz (1883, pl. 17, fig. 6a) a figuré de manière assez confuse l'aboutissement des deux lignes rectales au périprocte, celui-ci étant représenté avec le bord adapical vers l'arrière. Elles ne se distinguent pas nettement des lignes de suture des plaques qui, à cause de cela, paraissent bizarrement disposées.

La comparaison entre les diverses lignes mésentériques donne lieu à des remarques : la ligne stomacale est plus robuste, les festons y sont plus hauts surtout vers son début. Dans l'interambulacre 4 où elle atteint son maximum de développement, ils occupent toute la hauteur d'une plaque. Au delà de l'interambulacre postérieur, ils s'atténuent sensiblement, devenant moins hauts et plus espacés, et se relâchent en approchant du point de rebroussement. Dans les ambulacres ils se poursuivent presque jusqu'au contact de chaque colonne de pores.

La ligne intestinale est simplement ondulée. Les ondulations demeurent à peu près constantes sur tout son tracé. Dans les ambulacres, la ligne fait une courbe en direction de l'extrémité adorale des pétales et descend parallèlement à la suture perradiale.

Dans sa partie située en avant de l'apophyse apicale, non loin de son raccord avec la ligne intestinale, aussi bien que dans l'interambulacre postérieur, la ligne rectale est constituée par de fines ponctuations.

Il est difficile d'expliquer ces variations dans la structure des lignes mésentériques en fonction des modalités de la digestion, celles-ci étant encore assez mal connues, même dans les groupes où elles ont été le plus étudiées.

L'examen des lignes mésentériques d'*E. rangi* a pour suite une assez bonne connaissance de la disposition du tube digestif dans ce genre. Elle est analogue à celle de *Rhyncholampas*. On doit préciser cependant que, chez ce dernier, le rectum débouche à l'extérieur au-dessus de l'estomac, puisque le périprocte est situé assez haut sur la face postérieure. L'estomac peut donc occuper le bord postérieur de la thèque. Chez *Echinolampas* au contraire, où le périprocte est ouvert souvent très bas, tout à fait à l'extrémité postérieure, le rectum passe nécessairement en avant de l'estomac. Cette constatation conduit à avancer une hypothèse concernant le contour rostré en arrière, avec l'interambulacre impair plus ou moins bombé, de beaucoup d'espèces de ce genre. Il s'expliquerait par cette disposition anatomique : la partie postérieure rétrécie et bombée servant à ménager la place du rectum.

Source : MNHN, Paris

D) LIGNES MÉSENTÉRIQUES DES *ECHINOLAMPAS* FOSSILES

Il convient d'examiner les modalités des lignes mésentériques chez les diverses espèces fossiles où elles ont pu être mises en évidence. On procédera en remontant dans le temps, en commençant par les formes les plus récentes, qui sont mieux connues.

Chez un *E. hoffmanni*, du Quaternaire ancien de l'Ile de Rhodes (coll. d'Orbigny), les diverses lignes mésentériques peuvent être suivies à la face interne de la thèque ou bien sur un moulage de celle-ci (pl. VIII, fig. 3). La disposition est tout à fait comparable à celle d'*E. rangi*. La ligne mésentérique stomacale est aussi très marquée vers son début, dans la moitié gauche de la thèque (pl. VII, fig. 5). Au niveau de l'ambulacre V,

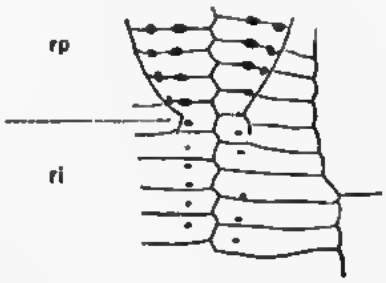


FIG. 115. — *E. hoffmanni*, exemplaire de la fig. 58. — Ambulacre V, zone de contact entre les régions pétaloïde et intermédiaire, vue de l'intérieur, montrant les saillies dues à la ligne mésentérique intestinale (x 3). (ri : région intermédiaire ; rp : région pétaloïde).

dont la région pétaloïde se trouve être plus développée que dans l'ambulacre homologue I, la ligne intestinale arrive au contact de celle-ci. Elle donne lieu à la formation de deux fortes saillies qui en suivent les bords (fig. 115). Dans l'ambulacre I elles sont à peine sensibles, la ligne intestinale arrivant au niveau du point où se raccordent la région pétaloïde et la région intermédiaire. Un *E. hoffmanni*, du Pliocène de Nabeul (Tunisie) (coll. Muséum, Paléont.), a donné lieu également à certaines observations.

Chez les espèces miocènes étudiées on retrouve les structures décrites, plus ou moins distinctes selon l'état de conservation. Chez un *E. cf. richardi*, de provenance inconnue (coll. Muséum, Paléont.), on remarque, particulièrement dans la colonne a de l'interambulacre 3, la courbe que fait la ligne mésentérique intestinale pour se raccorder à la ligne rectale. Dans la partie concave de cette courbe, la face interne de la thèque présente une dépression sensible.

Un *E. hemisphaerica*, de provenance inconnue, montre dans l'ambulacre I de fortes saillies allongées, disposées de part et d'autre des colonnes de pores (pl. VII, fig. 7). Par comparaison avec l'*E. hoffmanni* décrit plus haut, on peut les rapporter avec vraisemblance aux insertions de la ligne intestinale.

Source : MNHN, Paris

Chez un *E. soyei* de Doué-la-Fontaine (Maine-et-Loire) (coll. Lecointre) (fig. 116) et, à un moindre degré, chez un *E. cf. hemisphaerica*, de provenance inconnue, on remarque la dépression médiane de l'interambulacre 5, correspondant au passage du rectum. Etant un peu déjetée vers la droite de la figure, c'est-à-dire vers la gauche de l'animal, elle apparaît assez asymétrique par rapport à l'axe du corps. Cette disposition est à comparer à celle du tube digestif chez *Rhyncholampas pacifica* (fig. 111), mais il

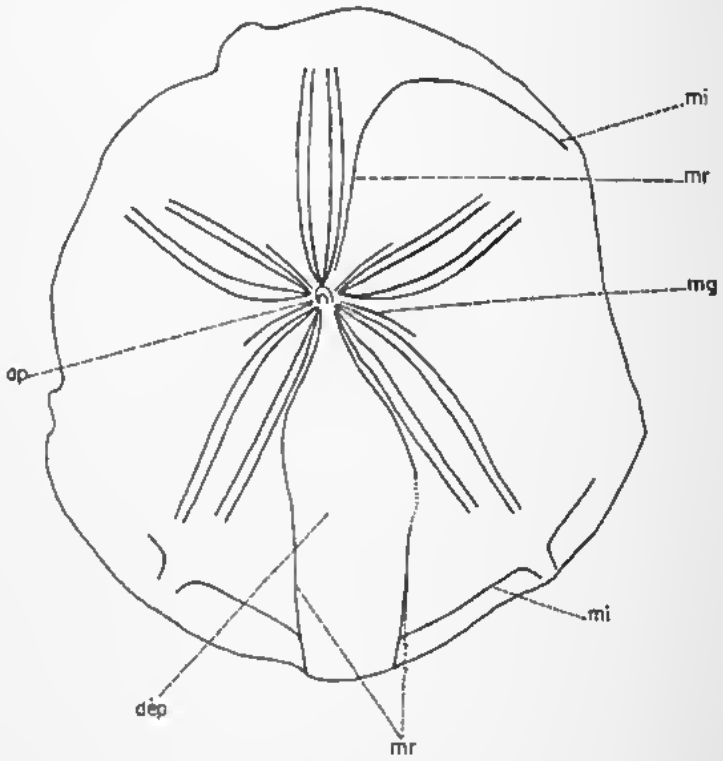


Fig. 116. — *E. soyei*, Helvétien, Doué-la-Fontaine (Maine-et-Loire) (coll. Lecointre). — Face interne de la thèque, vue apicale, demi-schématique (x 1). (ap : apophyse apicale ; dép : dépression médiane de l'interambulacre 5 ; mg : mésentère génital ; mi : ligne mésentérique intestinale ; mr : ligne mésentérique rectale).

faut supposer la figure 116 regardée dans un miroir, pour qu'elle représente aussi une vue par la face apicale. Chez *Rhyncholampas* aussi le rectum est très déjeté vers la gauche. On s'explique facilement cette structure. Vers l'avant le rectum passe nécessairement à gauche de l'ambulacre impair. En arrière de l'apex il tend à occuper l'axe du corps, mais sans y parvenir tout à fait. Il en résulte alors la disposition décrite.

On note un amincissement de la thèque au niveau de la dépression médiane de l'interambulacre 5.

Chez *E. soyei*, la ligne mesentérique intestinale, dans son passage à travers ce même interambulacre postérieur, se manifeste par une saillie prononcée de la face interne de la thèque, d'abord de direction transversale, qui se recourbe ensuite vers le bas, symétriquement de chaque

Source : MNHN, Paris

côté de la dépression du rectum. Dans cette dernière partie elle sert à l'insertion du mésentère rectal.

Plusieurs espèces de l'Eocène ont donné lieu à des observations. Des moules internes montrent en creux des traces de lignes mésentériques *(E. menchikoffi, E. crameri)*, ou bien permettent de suivre leur tracé sur tout leur parcours, depuis leur début dans l'interambulacre 3 jusqu'à leur extrémité dans l'interambulacre postérieur *(E. archiaci arthonensis)* (fig. 117).

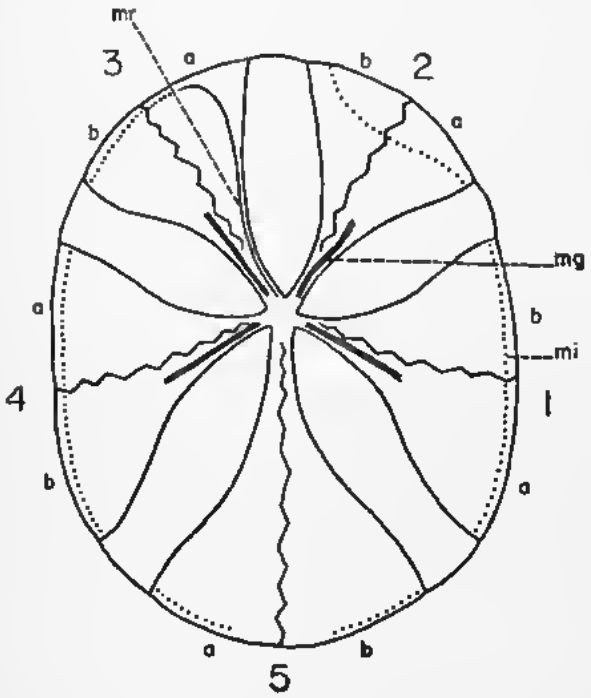


FIG. 117. — *E. archiaci arthonensis*, exemplaire de la fig. 91 (moule interne). — Face apicale, avec l'indication des traces laissées par les divers mésentères (schématique) (x 1,5). (mg : mésentère génital ; mi : mésentère intestinal ; mr : mésentère rectal).

Des thèques vidées de leur remplissage ont été étudiées sur leur face interne, chez *E. blaviensis*, *E. burdigalensis* et *E. stellifera* (pl. VIII, fig. 2). Elles apportent des enseignements concernant principalement les lignes mésentériques rectales. Un *E. stellifera*, du Lutétien de Blaye (Gironde) (coll. J. R.), présente dans l'interambulacre postérieur des saillies transversales marquées, comparables à celles d'*E. soyei*, dues aux lignes intestinale et surtout stomacale (pl. VII, fig. 4). Au-dessous de cette dernière, de part et d'autre du passage du rectum, se trouvent deux dépressions peu profondes, à peu près symétriques, bien limitées vers le haut par la saillie de la ligne stomacale. Ces dépressions sont manifestement en rapport avec l'estomac, mais leur interprétation est délicate. En effet chez un spécimen de la même espèce, récolté au voisinage du premier, elles sont à peine sensibles.

Source : MNHN, Paris

Un *E. burdigalensis*, du Lutétien de Blaye (Gironde) (coll. Muséum, Paléont.) permet de reconnaître avec exactitude le tracé de ses lignes rectales dans l'interambulacre 5 (pl. VIII, fig. 1). Dans la colonne a, correspondant à celle de droite vue de l'intérieur, se manifeste non loin de l'apex, une nodosité allongée sur le tracé de la ligne rectale. Elle n'a aucun équivalent dans l'autre colonne de plaques. Un autre individu de Blaye (coll. J. R.) ne montre aucun indice d'une telle nodosité.

Cette asymétrie a de quoi surprendre, encore qu'on ait vu précédemment que les mésentères de l'estomac étaient plus développés dans la moitié droite que dans la moitié gauche de l'animal. Il y a lieu de remarquer que, chez l'exemplaire de *Rhyncholampas pacifica* ouvert par la face apicale, figuré par A. Agassiz (1872-1874, pl. 32, fig. 1), le rectum ne se trouve pas dans le plan de symétrie, mais nettement à gauche de celui-ci. Dans un tel cas, il n'y aurait rien d'étonnant à ce que le mésentère rectal soit plus développé d'un côté que de l'autre et que la thèque en garde la trace.

E) REMARQUES GÉNÉRALES

L'analyse des structures passées en revue appelle certaines remarques. On a constaté que des traces particulièrement importantes sont laissées par les insertions des mésentères en certains points de la face interne de la thèque. Ces points correspondent au passage d'un ambulacre ou à celui du rectum. Là se produit une interruption dans l'attache du mésentère, en sorte que, de part et d'autre, les insertions doivent être d'autant plus vigoureuses pour soutenir le tube digestif. Or c'est précisément ce qui se produit.

On doit se demander quelle est la valeur des caractères internes examinés ci-dessus. La disposition générale des mésentères semble rester constante depuis l'Eocène jusqu'à l'époque actuelle. Les variations qui se rencontrent paraissent être de nature purement individuelle. On serait tenté de ne voir là que des caractères morphologiques, liés à la structure anatomique de l'organisme, par opposition aux caractères évolutifs, qui dénotent un progrès pour l'animal, tels que les conçoit Devriès (1960a, p. 90, 181). Cependant les données dont on dispose actuellement sont encore très fragmentaires.

La comparaison avec le tube digestif des Spatangues est intéressante. Chez ceux-ci il y a une circonvolution de plus, puisque l'œsophage, horizontal, se dirige vers l'arrière et fait un tour sur lui-même avant de déboucher dans l'estomac (fig. 112). Chez les Echinolampes, d'abord subvertical (ou légèrement incliné vers l'avant (fig. 95)), puisque le péristome est disposé dans un plan horizontal, il se courbe immédiatement pour atteindre la première anse digestive. Une autre différence existe dans la dernière circonvolution : le coude qui conduit au rectum se trouve au voisinage de l'apex, alors que chez *Rhyncholampas* et *Echinolampas* il est très en avant, dans l'interambulacre 3 (fig. 111).

Source : MNHN, Paris

Résumé. — Il subsiste, sur la face interne de la thèque des Echinolampes actuels, des traces d'insertion des mésentères soutenant le tube digestif. On peut distinguer des lignes mésentériques stomacale, intestinale et rectale. La ligne stomacale est la plus robuste. Des traces d'insertion des mésentères ont été retrouvées chez plusieurs espèces fossiles. Elles sont particulièrement importantes de part et d'autre d'une interruption dans leur tracé (passage des ambulacres). Celles du mésentère rectal sont souvent asymétriques, en relation avec la disposition du rectum. Les traces mésentriques sont des caractères purement morphologiques.

XVI. — APPAREIL GÉNITAL

A) GÉNÉRALITÉS. DIMORPHISME SEXUEL CHEZ LES ECHINIDES

Chez les Echinides l'appareil génital, ou d'une manière plus générale les dispositifs anatomiques en rapport avec la fonction de reproduction, se réduisent le plus souvent aux glandes génitales et à leurs conduits excréteurs. Chez les Echinolampes fossiles les premières se manifestent à la face interne de la thèque par les traces des mésentères qui les maintenaient en place ; les seconds par les pores génitaux creusés à travers la thèque. Les Echinides étant des animaux à sexes séparés ou dioïques, des auteurs ont cru trouver chez certaines espèces d'*Echinolampas* des manifestations d'un dimorphisme sexuel : ainsi par exemple Koch (1885) chez *E. gigantea* où il a créé une variété *alta* (!) pour la forme présumée femelle ; Fourtau (1909, p. 111) chez *E. goujoni* et *E. crameri*, ainsi que dans le genre *Gitolampas* (chez *G. fallax*). Lambert (1910, p. 225) considère l'opinion de Fourtau comme une « simple hypothèse non vérifiée par l'étude des *Cassiduloida* vivants ». De fait, sauf dans le cas des espèces incubatrices (certains Spatangues, Cassiduloïdes, Clypéastroïdes, Cidaroïdes (Hyman 1955, p. 483) et *Thylechinus said* (Devriès 1960a, p. 112)), la plupart du temps les individus mâles et femelles ne peuvent pas être distingués extérieurement (Mercier 1932, p. 63 ; Hyman 1955, p. 479). Cependant il semble que les orifices génitaux soient parfois de tailles différentes selon le sexe (Cuénot 1948, p. 160).

B) VARIATION DES PORES GÉNITAUX

On examinera d'abord les pores génitaux, qui sont en principe au nombre de quatre. Reprenant les termes utilisés par Mercier (1932, p. 63) à propos de *Psammechinus miliaris*, on pourrait presque dire qu'« il existe... une grande fantaisie dans la forme, l'orientation et la situation des orifices génitaux ». Leur position par rapport à la plaque madréporique est assez variable. Le plus souvent ils s'ouvrent sur ses bords, aux sommets d'un trapèze (exemple fig. 6). Parfois on les trouve

Source : MNHN, Paris

en dehors de l'apex — donc en dehors des plaques dites génitales, fusionnées ici dans le madréporite — dans les interambulacres, à quelque distance de celui-ci. Un exemple en est fourni par *E. barcinensis* (fig. 7). Cette disposition n'est pas exceptionnelle chez les Echinides : elle se rencontre chez d'autres Cassiduloïdes, par exemple *Clypeus* ; elle est fréquente dans le genre *Clypeaster*, où les pores génitaux sont situés parfois assez loin de l'apex, sur les sutures médianes interambulacraires (Cuénot 1948, p. 124-125, fig. 147). On la connaît aussi chez des Réguliers (Mercier 1932, p. 63).

La forme des pores génitaux subit certaines variations. Chez un *E. burdigalensis* de Couquèques (Gironde) (fig. 8), les quatre pores sont dissemblables. Un *E. barcinensis* (fig. 7) présente une gouttière superficielle prolongeant son pore 2. Mais les variations de taille sont plus importantes. Parmi les *E. burdigalensis* recueillis dans le gisement de Couquèques (Gironde), on peut distinguer des individus à grands pores, d'autres à petits pores (pl. VIII, fig. 6 et 7). La même constatation peut être faite sur les *E. stellifera* de Blaye (Gironde). Le contraste est encore beaucoup plus frappant entre certains *E. appendiculata* (pl. VIII, fig. 4 et 5). Que conclure de ces observations ? Faut-il considérer comme des femelles les exemplaires à gros pores, comme c'est le cas chez certains Réguliers (*Goniocidaris* : Termier et Termier 1953, p. 888, fig. 121-124) ou dans le genre *Oligopodia* voisin des Cassiduloïdes (*O. epigonus*, actuel : Mortensen 1948b, p. 231, fig. 215) ? Chez des Cassiduloïdes, les Néolampadidés *Pisolampas* et *Notolampas*, Philip (1963, p. 719 et 722) a noté l'existence d'un dimorphisme sexuel, affectant les pores génitaux, comparable à celui de l'Oursin récent *Neolampas* (A. Agassiz 1883, pl. 22, fig. 1 et 13).

On doit rappeler que, sur le vivant, il existe des papilles génitales probablement chez tous les Echinolampadidés, selon Mortensen (1948b, p. 266).

Des variations se produisent parfois dans le nombre des pores génitaux, par excès ou par défaut, fait qui n'est pas exceptionnel chez les Echinides (Janet et Cuénot 1890-1891). On connaît des *Echinolampas* à trois pores génitaux : chez un *E. stellifera*, du Lutétien de Blaye (Gironde) (Cotteau 1889-1894, p. 61, pl. 218, fig. 5 ; Termier et Termier 1960a, p. 373, fig. 2771), c'est le pore 3 qui manque ; chez un *E. burdigalensis*, du Lutétien de Couquèques (Gironde) (coll. J. R.) (pl. VIII, fig. 7), c'est le pore 4. D'autres présentent cinq pores génitaux. Pomel (1887, p. 150) signale ce cas chez un *E. icosiensis*, du Burdigalien de Beni Messous près d'Alger. Il se trouve aussi chez un *E. calvimontana* de Cuts (Oise) (fig. 118). Ici le cinquième pore débouche sur la plaque madréporique en position 1, c'est-à-dire en avant du pore normal de l'interambulacre 1 ; à première vue il semble ne pas avoir été fonctionnel, car à la face interne, le point d'aboutissement correspondant manque. Un *E. fraasi* du Mokattam (pl. VIII, fig. 8) présente un cinquième pore très proche de la plaque ocellaire 1. On pourrait le supposer aussi non fonctionnel, car il se trouve en position radiale, sur l'emplacement des premiers pores ambulacraires. Mais il semble bien qu'il s'agisse dans ces deux cas du dédoublement d'un pore, unique à l'origine (et nullement de la réapparition du cinquième pore des Oursins Réguliers). En

Source : MNHN, Paris

effet chez *Echinus esculentus*, Moore (1935-1936, p. 118) a observé que le pore, simple à la métamorphose, se subdivise par la suite au cours du développement. On peut rappeler ici que chez les Echinides paléozoïques les orifices génitaux sont très fréquemment multiples sur chaque plaque basale (Cuénot 1948, p. 159).

Fig. 118. — *E. calvimontana*, Lutétien, Cuts (Oise) (coll. Muséum, Paléont.). — Appareil apical (noter la forme irrégulière des ambulacres II et V, due à l'usure) (pores madréporiques omis) (x 15).

C) ONTOGÉNIE DES PORES GÉNITAUX

On sait que l'ouverture des pores génitaux au travers de la thèque se produit un certain temps après la métamorphose. Selon Devriès (1959, p. 772) elle a lieu au moment où les caractères spécifiques deviennent reconnaissables. Chez le grand *E. crassa*, où les pores génitaux ne sont pas encore apparus dans un spécimen de 46 mm, Mortensen (1948b, p. 265) semble dire, de façon assez confuse, que leur apparition se produit sans doute au moment où l'animal a atteint la taille adulte. Ceci ne paraît pas être une loi générale chez les Echinolampes. En réalité, l'époque de l'ouverture des pores génitaux semble être en rapport avec la taille moyenne d'une espèce donnée, mais elle précède de beaucoup le moment où celle-ci est atteinte.

Peu d'exemplaires fossiles ont permis des observations. Cependant on peut noter qu'un *E. cf. anceps* de 9,8 mm, du Lutétien de Bariker (Sénégal) (coll. Gorodiski) n'a pas ses pores ouverts (pl. XII, fig. 5 et 6). Parmi des *E. anceps*, du Lutétien de M'Bathié (Sénégal) (coll. Goro-

Source : MNHN, Paris

diski), un individu de 16,6 mm n'a pas atteint sa maturité sexuelle, alors qu'un autre de 14,2 mm présente des pores génitaux indiscutables (fig. 22 et pl. XII, fig. 4) ; il est pourtant encore loin de la taille moyenne de l'espèce, qui avoisine 31 mm, et montre certains caractères juvéniles. Chez *E. leymerici*, un spécimen de 11,8 mm, du Lutétien de Monze (Aude) (coll. Lambert), a ses pores ouverts et les mêmes remarques sont valables pour lui.

Dans le genre voisin *Rhyncholampas*, la maturité sexuelle serait aussi assez tardive. Kier (1962, p. 180) signale qu'un *R. pacifica* de 21 mm n'a pas encore de pores génitaux ; ceux-ci sont présents sur un échantillon de 35 mm. Chez d'autres genres de Cassiduloïdes, l'ouverture des pores se produit en apparence plus tôt, mais ils atteignent des tailles maximales moins fortes : chez *Bothriopygus nov. sp.* à partir de 6 mm ; chez *Echinobrissus pseudominimus* à 8,3 mm (Devriès 1960c, p. 90-91). Chez *Hemiaster africanus* elle a lieu seulement à 10,5 mm (Devriès 1960c, p. 79).

Cependant les pores génitaux se manifestent avant leur ouverture. Chez un *Hemiaster africanus* de 5,7 mm, Devriès (1960c, p. 78) note que, en voie de formation, ils sont « visibles sur la face interne des plaques par transparence ». Chez un *Rhyncholampas pacifica* de 8,5 mm, Kier (1962, p. 180) remarque semblablement que quatre « gonoductes » sont visibles à la face interne de la thèque. Un *E. ovalis* (fig. 119), dont l'apex

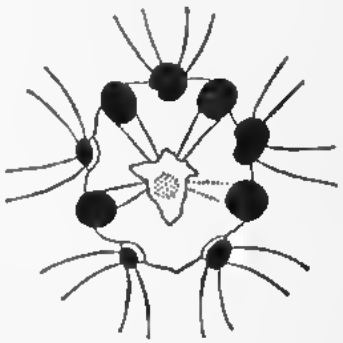


Fig. 119. — *E. ovalis*, Eocène supérieur, (?) Bordelais (coll. Muséum, Paléont.). — Apex, montrant les positions successives occupées par les pores génitaux (individu usé et poli ; les ambulacres sont indiqués schématiquement, les pores tentaculaires ont des formes dues à l'usure) (x 5).

a été usé et poli au moyen d'un abrasif, présente des structures qui font penser d'abord aux canaux excréteurs des gonades. En effet on voit, par transparence, comme des conduits qui partent des pores génitaux et convergent vers le centre de la plaque madréporique. Chez l'actuel *Echinus esculentus*, Moore (1935-1936, p. 117-118, fig. 5 et 6) a mis en évidence des structures analogues et les a attribuées à la trace des positions successives occupées par chaque pore génital au cours de l'ontogénie. De l'examen d'*E. ovalis* on peut conclure que les pores génitaux se sont écartés régulièrement du madréporite, mais ils semblent s'être un peu plus développés du côté du plan sagittal qu'à l'opposé de celui-ci.

Source : MNHN, Paris

D) TRACES LAISSÉES PAR LES MÉSENTÈRES

Les traces laissées par les mésentères à la face interne de la thèque ou sur des moules internes ont pu être observées chez un certain nombre d'espèces (fig. 117). La disposition des gonades semble n'avoir été figurée chez aucun Echinolampe, mais elle l'a été chez *Rhyncholampas pacifica* par A. Agassiz (1872-1874, p. 680, pl. 32, fig. 2). Cet auteur note que, chez tous les Pétalostiches (= Echinides Irréguliers), les glandes postérieures sont beaucoup plus développées que les antérieures et que l'antérieure droite est la moins développée. En effet elle est gênée par le rebroussement du tube digestif dans l'interambulacre 2. Ceci n'apparaît pas nettement sur la figure citée.

Le même A. Agassiz (1872-1874, p. 681, pl. 33, fig. 2) signale qu'à partir de leur extrémité adapicale les glandes génitales sont attachées à la thèque par de délicats mésentères, qui laissent des cicatrices sur celle-ci. Il semble qu'on peut admettre que l'extension de ces traces est en rapport avec le développement des glandes génitales correspondantes.

A la face interne de la thèque d'un *E. hoffmanni*, du Quaternaire ancien de Rhodes (coll. d'Orbigny), par exemple, il part de chaque pore génital un cordon en légère saillie, qui se poursuit sur l'une des colonnes de plaques de l'interambulacre correspondant, jusqu'à moins de la moitié de la longueur de la zone porifère la plus courte de chaque pétale. A sa terminaison du côté adoral, il forme une nodosité plus ou moins prononcée. Les colonnes intéressées sont 1a et 4b, 2a et 3b : il y a donc bien symétrie par rapport au plan sagittal III-5. La même disposition peut être reconnue, vraisemblablement, sur *Rhyncholampas pacifica*, d'après la figure d'A. Agassiz citée, et sur les autres espèces d'*Echinolampas* examinées, mais on ne trouve pas de différences très sensibles dans les longueurs des empreintes mésentériques. Celles-ci mesurent, chez *E. hoffmanni*, respectivement 14,5 mm et 16 mm dans les colonnes 2a et 3b ; 16,5 mm et 16,5 mm dans les colonnes 1a et 4b (pl. VIII, fig. 3). Les glandes génitales postérieures seraient donc plus développées, mais l'antérieure droite ne le serait guère moins et ce serait l'antérieure gauche la plus réduite. En dépit des assertions d'A. Agassiz rapportées plus haut, la figure 2 de la planche 32 de cet auteur (1872-1874) parle dans le même sens ; on y voit une gonade 3 (ou antérieure gauche si l'Oursin est supposé en position normale de vie) moins développée que son homologue 2. Il y a là une opposition avec les Spatangues.

Elle s'explique cependant assez bien si on envisage les dispositions différentes du tube digestif. Chez les Spatangues le rectum se détache de la dernière circonvolution au voisinage du centre de la thèque, laissant un vaste espace libre dans l'interambulacre antérieur gauche (fig. 112). Chez les Cassiduloïdes l'anse récurrente revient très en avant dans ce même interambulacre et doit donc gêner la glande génitale 3 dans son développement. (fig. 111). Il est à cet égard un fait significatif. Tandis que chez certains Spatangues évolués la gonade antérieure droite disparaît, chez certains Cassidulidés à trois pores génitaux, *Pliolampas*, *Studeria*, *Stigmatopygus*, c'est la gonade antérieure gauche qui disparaît.

Source : MNHN, Paris

Les espèces d'*Echinolampas* étudiées sont les suivantes, à l'état de thèques vides, sauf indication contraire :

— à l'Eocène moyen : *E. archiaci arthonensis*, moule interne du Lutétien d'Arthon (Loire-Atlantique) (coll. Cotteau) (fig. 117) ; *E. blaviensis*, de Blaye (Gironde) (coll. Muséum, Paléont.) ;

— à l'Eocène supérieur : *E. crameri*, moule interne du Mokattam (coll. Muséum, Paléont.) ;

— au Miocène : *E. cf. richardi*, exemplaire de provenance inconnue (coll. Muséum, Paléont.) ; *E. cf. hemisphaerica*, exemplaire de provenance inconnue (coll. Muséum, Paléont.) ; *E. soyei*, de l'Helvétien de Doué-la-Fontaine (Maine-et-Loire) (coll. Lecointre) (fig. 116 ; pl. II, fig. 7 : notamment dans la colonne 2a ;

— au Pliocène : *E. hoffmanni*, de Nabeul (Tunisie) (coll. Muséum, Paléont.) ;

— au Quaternaire ancien : *E. hoffmanni*, de Rhodes, déjà cité ;

— à l'époque actuelle : *E. rangi*, de provenance inconnue (coll. Muséum, Paléont.).

Les insertions des mésentères et par suite les glandes génitales sont peut-être relativement moins développées chez les espèces les plus anciennes, mais les données présentes, trop fragmentaires, ne permettent pas de tirer des conclusions certaines.

Les attaches des gonades sont connues dans d'autres groupes d'Oursins, notamment chez les Micrasters (*Isomicraster senonensis* : Lambert et Thiéry 1909-1925 (1924), p. 400, pl. 11, fig. 1). La disposition semble analogue, au moins pour les gonades postérieures.

Résumé. — L'existence d'individus à petits et à gros pores génitaux conduit à envisager la possibilité d'un dimorphisme sexuel. Le dédoublement d'un des quatre pores génitaux survient assez fréquemment. L'ouverture des pores génitaux a lieu bien avant que la taille moyenne de l'espèce soit atteinte. Un spécimen montre la trace des positions successives occupées par les pores génitaux au cours de l'ontogénie.

Des traces des mésentères ayant servi à l'attache des gonades existent sur la face interne de la thèque. On les retrouve chez les fossiles. Le moindre développement de la gonade antérieure gauche (et non droite comme chez les Spatangues) est expliqué par la disposition du tube digestif.

XVII. — TUBERCULES ET RADIOLES

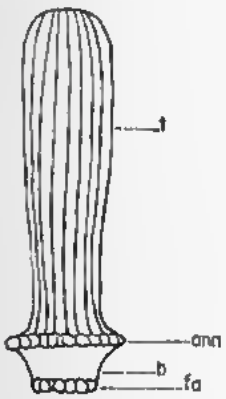
A) LES ÉLÉMENTS DE VESTITURE DE LA THÈQUE

Comme on l'a rappelé au chapitre des généralités, la thèque est garnie extérieurement d'un système de vestiture, comprenant les tubercules et les radioles, les pédicellaires et les sphérides. Parmi ces divers éléments, les plus importants ou au moins les plus visibles sont les tubercules et les radioles.

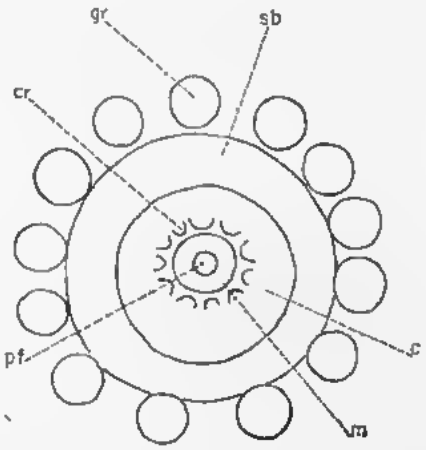
On peut diviser ceux-ci en tubercules et radioles primaires et tubercules et radioles secondaires, ou, plus simplement, on peut distinguer des tubercules portant les radioles primaires et des granules portant les radioles miliaires, comme semble le faire Mortensen (1948b, p. 265 et 266).

Source : MNHN, Paris

Chez les Echinolampes, les radioles ont fait l'objet de peu d'études. On sait qu'ils sont très courts et menus. Leur taille ne dépasse pas au plus quelques millimètres de longueur. On les qualifie parfois de soies. Chez *E. ovata*, Koehler (1922, p. 143) indique que les piquants présentent des denticulations dans leur partie distale. Les seules figures complètes de radioles primaires semblent être celles données par de Loriol (1876, pl. 1, fig. 1e), pour *E. alexandri*, et Cotteau (1889, pl. 5, fig. 11) pour *E. blanchardi* (= *E. rangi* jeune). La première figure, insuffisamment grossie (environ dix fois), montre un radiole relativement court, strié, avec un anneau très saillant et un bouton assez développé. La dernière (fig. 120) représente un radiole court, un peu claviforme, fortement strié. L'anneau est très saillant, étroit, granuleux, chacun des granules correspondant vraisemblablement à l'aboutissement d'une des stries de la tige (il n'y a pas de collerette différenciée). Le bouton se termine par une facette articulaire ornée de granules plus gros.



120



121

Fig. 120. — *E. rangi*, époque actuelle, côte du Libéria (d'après Cotteau 1889a (sous le nom d'*E. blanchardi*), pl. 5, fig. 11, grossie une fois et un quart). — Radiole de la face apicale (x 50 environ). (ann : anneau ; b : bouton ; fa : facette articulaire ; t : tige).

Fig. 121. — *E. rangi*, même exemplaire (d'après Cotteau 1889a, pl. 5, fig. 9, détail grossi trois fois et trois quarts). — Tubercule de la face apicale (x 50 environ). (c : cône ; cr : crénelure ; gr : granule ; m : mamelon ; pf : perforation ; sb : scrobicule).

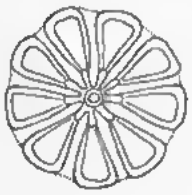
La description générale de Cotteau ne correspond pas très exactement à la figure. Cela s'explique par la diversité des radioles à la face apicale et à la face orale. La figure se rapporte à un piquant de la face apicale, comme on a pu s'en assurer sur des *E. rangi* actuels (Laboratoire de Malacologie du Muséum) (pl. IX, fig. 1). A la face orale, les radioles sont asymétriques, l'anneau étant oblique vers l'avant et le bouton par suite moins développé de ce côté (pl. IX, fig. 2). La tige est toujours rectiligne, sauf chez les radioles qui garnissent la paroi du péristome, où elle s'incurve vers son extrémité. Chez *E. ovata*, Koehler (1922, p. 143) a noté aussi que certains piquants de la face orale, « mais non les plus grands, sont souvent recourbés dans leur deuxième moitié ».

Source : MNHN, Paris

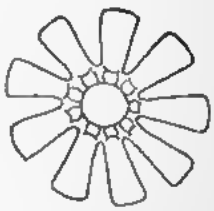
Cotteau (1889a) donne une figure des tubercules, sur lesquels s'articulent les radioles (fig. 121). Ils apparaissent scrobiculés, crénelés et munis d'un mamelon perforé. On peut vérifier cette morphologie sur un spécimen d'*E. rangi*. Les tubercules y sont profondément scrobiculés, nettement perforés et bien crénelés. Cependant l'état de conservation ne permet pas toujours d'apprécier exactement ce dernier caractère. Mortensen (1948b, p. 291) dit, à ce sujet, que la crénulation ne peut être mise en évidence, chez *E. rangi*, que çà et là, et principalement à la face orale. Il s'agit ici de tubercules de la face apicale, situés bien au centre de leur scrobicule. A la face orale, ils sont plus ou moins excentriques vers l'avant de celui-ci.

Mortensen (1948b, p. 279, fig. 268) a figuré les extrémités distales de radioles primaires chez diverses espèces, A. Agassiz (1881, pl. 41, fig. 9-10) les deux extrémités opposées d'un radiole d'*E. keiensis* (sous le nom d'*E. oviformis*).

En section transversale, la structure des radioles primaires a été étudiée par A. Agassiz (1881, p. 17, pl. 39, fig. 12), puis par Mortensen (1948b, p. 266, fig. 270, p. 279). De nombreuses figures ont été données par ce dernier auteur. La tige du radiole présente une cavité le long de son axe. Autour se disposent radiairement des expansions en forme de coins, plus ou moins nombreuses. Chez les radioles d'*Echinolampas* des fig. 122 et 123 on en compte neuf.



122



123

Fig. 122. — *E. keiensis*, époque actuelle, Mer d'Arafura (Nouvelle-Guinée) (d'après A. Agassiz 1881, pl. 39, fig. 12 (sous le nom d'*E. oviformis*), réduite aux trois quarts). — Section transversale d'un radiole au niveau du bouton.

Fig. 123. — *E. sternopetala*, époque actuelle, Mers du Japon (d'après Mortensen 1948b, p. 279, fig. 270e, réduite aux trois quarts, légèrement modifiée). — Section transversale d'un radiole au niveau de la tige (x 140).

La figure d'A. Agassiz (fig. 122), qualifiée de section, montre les mêmes expansions en forme de coins, mais au centre, au lieu d'une cavité, il y a un pointement entouré de rayons, qui sont les aboutissements des expansions en forme de coins. Chez *Echinoneus*, Westergren (1911, pl. 26, fig. 12) a représenté de façon analogue une « base et section » d'un radiole. Celui-ci est vu en bout par la facette articulaire. Celle-ci semble avoir été usée suffisamment pour faire apparaître la structure caractéristique. Un contour dentelé plus externe correspond à l'anneau. L'examen d'un radiole d'*E. rangi* confirme cette interprétation. Ainsi la section de radiole d'A. Agassiz doit passer au niveau du bouton, alors que celles de Mortensen passent par la tige.

Source : MNHN, Paris

Chez les fossiles, si les tubercules sont facilement accessibles à l'observation, les radioles sont rarement conservés. Il en a été pourtant cité dans la littérature. A Saint-Yzans (Gironde), autour de la butte du Château Loudenne, dans la partie inférieure de l'Eocène supérieur, Fabre (1939, p. 316) signale que « par lavage du terrain on peut isoler des radioles d'*Echinolampas* » (?). Le plus souvent les radioles observés proviennent de la surface de la thèque de certains individus, ce qui apporte plus de sécurité dans leur attribution. On en a reconnu sur plusieurs espèces, mais fréquemment leur état de conservation interdit toute étude un peu poussée, ou bien leur attribution reste incertaine. On citera ici seulement ceux qui offrent suffisamment de certitude et de caractères observables.

Dans le péristome d'un *E. calvimontana*, du Lutétien du Bassin de Paris (provenance exacte inconnue) (coll. Muséum, Paléont.), a été prélevé un très fin radiole, incomplet, d'aspect extraordinairement frais (pl. IX, fig. 3). Il mesure 1,20 mm de longueur sur 0,3 mm dans sa plus grande largeur, au niveau de l'anneau. La tige, qui est creuse, une large cavité en occupant la partie centrale, est ornée de fines stries, l'aspect général étant treillissé comme chez un radiole d'Oursin actuellement vivant. L'anneau porte des granules relativement forts. Il n'y a pas de doute qu'on soit là en présence d'un piquant d'*Echinolampas*. Comparé à ceux d'*E. rangi*, il diffère par son bouton plus développé et les stries de sa tige plus nombreuses.

Un *E. cf. soyei*, de l'Helvétien de Noyant (Maine-et-Loire) (coll. Muséum, Paléont.), montre deux radioles adhérant à sa face apicale. L'un complet, mais un peu usé (pl. IX, fig. 5), mesure 3 mm de longueur environ et 0,6 mm dans sa partie la plus large, au niveau de l'anneau. La tige est vigoureuse, un peu effilée à son extrémité, ornée de larges stries peu nombreuses : cinq ou six sur la face observable, donc une dizaine au total. Celles-ci aboutissent à autant de granulations sur l'anneau étroit. Le bouton est médiocrement développé, la facette articulaire indistincte. L'autre, incomplet (pl. IX, fig. 4), à l'ornementation plus fraîche sur la tige, présente des stries plus fines et plus nombreuses (on en compte 11 sur une face, ce qui donne environ une vingtaine pour la circonférence).

Ces radioles sont sensiblement plus gros que ceux de l'*E. rangi* actuel, chez lequel, à la face orale, ils peuvent atteindre 3 mm de longueur, en étant beaucoup plus ténus. En raison de leur ornementation, on doit se demander s'ils appartiennent à la même espèce. Chez l'*E. rangi*, à ce point de vue, on ne constate pas de différence aussi marquée entre les radioles de la face apicale et de la face orale d'un même individu, ou entre les radioles d'individus différents. D'après l'aspect général, le radiole d'*E. soyei* le plus complet semble plutôt provenir de la face apicale.

On peut admettre, semble-t-il, que ces radioles se sont conservés pratiquement *in situ* et qu'ils ont été portés par les tubercules environnants. Ceux-ci apparaissent très profondément scrobiculés, le mamelon ne dépassant pas le niveau général de la thèque. Leur cône semble avoir été distinctement crénelé, mais très peu de tubercules montrent ce carac-

Source : MNHN, Paris

tère, en raison de sa finesse et de l'usure de la thèque. Le mamelon est fortement perforé.

Sur un *E. burdigalensis*, du Lutétien de Blaye (Gironde) (coll. J. R.), un peu de gangue, adhérant à la face orale, comporte deux radioles, qui sont vraisemblablement à rapporter à cette espèce. Le mieux conservé, dont l'extrémité de la tige manque, mesure 3 mm environ, la tige ayant 0,39 mm, l'anneau 0,53 mm de largeur. La tige est assez longue, étroite, cylindrique, ornée de stries nombreuses : onze sur une face, donc une vingtaine en tout. L'anneau est granuleux, la facette articulaire indistincte. Ce radiole apparaît relativement grand pour l'individu qui le porte, dont la longueur n'excède pas 41,5 mm environ. Cependant il ne semble pas impossible qu'il lui ait appartenu. En effet, à la face orale, les radioles sont plus grands qu'à la face apicale. Chaque tubercule de la face orale est entouré d'un très large scrobicule, dans lequel il est parfois un peu excentrique. Le cône semble avoir été crénelé et le mamelon perforé.

D'autres radioles, beaucoup plus fins, à la tige très incurvée, présentent l'aspect treillissé habituel chez les radioles d'Oursins encore vivants. Mais il n'est pas certain qu'ils appartiennent à ce genre.

Un *E. archiaci*, du Lutétien de Saint-Palais (Charente-Maritime) (coll. J. R.), de grande taille, porte sur l'interambulacre 3 un radiole incomplet, de 1,5 mm environ. La tige est ornée de stries vigoureuses (on en compte cinq sur la face observable). L'anneau est indistinct. Le bouton est très long (0,5 mm environ), ce qui incite à penser qu'il s'agirait d'un radiole de la face orale, à l'anneau oblique. Mortensen (1948b, p. 209, fig. 183 a) a figuré un tel radiole, au bouton très développé d'un côté, appartenant au genre voisin *Cassidulus*. Les tubercules sont mal conservés sur cet échantillon d'*E. archiaci*.

Un *E. blaviensis*, du Lutétien de Blaye (Gironde) (coll. J. R.), présente à sa face orale, en arrière du péristome, plusieurs amas de radioles, tant primaires que miliaires (pl. IX, fig. 6). Il ne peut faire de doute qu'ils appartiennent à cet individu. L'état de conservation laisse malheureusement à désirer. Les radioles primaires sont très fins, le plus grand n'excède pas 2,5 mm de longueur. La tige, très élancée, est ornée de fines stries. Le bouton paraît assez volumineux en comparaison et il est souvent asymétrique. En effet l'anneau est oblique, chez certains spécimens au moins. Cette morphologie dénote un radiole de la face orale, implanté sur un tubercule excentrique dans son scrobicule. C'est bien ce que l'on observe : les tubercules avoisinant les amas de radioles sont fortement excentriques dans de larges scrobicules ; ils sont rapprochés du bord antérieur de ceux-ci. Leur mamelon est perforé.

Cette disposition des tubercules et des radioles renseigne sur la façon dont étaient implantés ces derniers et sur leur rôle biologique. En effet « on peut déduire de la forme de l'aréa scrobiculaire les latitudes de mouvement qui sont laissées à chaque radiole » (Termier et Termier, 1953, p. 867).

On conçoit facilement que du côté où le cône du tubercule est le plus éloigné du bord du scrobicule, les muscles qui maintiennent et font mouvoir le radiole sont le plus développés (fig. 124). Sur celui-ci ils s'insèrent aussi du côté où le bouton est le plus haut. Il en résulte que

Source : MNHN, Paris

les piquants à l'anneau oblique, articulés sur des tubercules excentriques dans leur scrobicule, devaient être implantés obliquement à la surface de la thèque et inclinés du côté où l'anneau est le plus haut et le scrobicule le plus large, à la façon de ceux de la face orale des Spatangues actuels (par exemple *Spatangus*). Ils sont donc incliués vers l'arrière

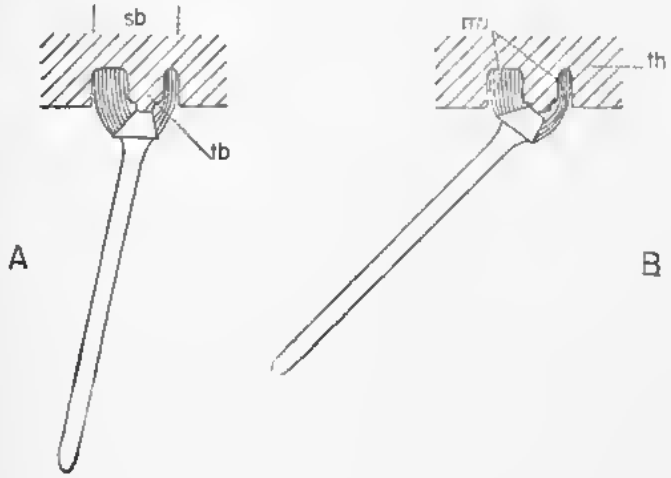


Fig. 124. — Radiole de la face orale d'un *Echinolampas* (schéma pour montrer le mode d'action). A : position au début du mouvement ; B : position vers la fin du mouvement. (mu : muscles ; sb : scrobicule ; tb : tubercule ; th : thèque).

de l'Oursin et leurs mouvements avaient lieu principalement vers l'arrière, où les muscles sont les plus forts. Chez les Spatangues, Stephenson (1963, p. 461, fig. 2) a expliqué le mode d'action des radioles du plastron. D'après cela, on peut se représenter comment agissent les radioles chez les Echinolampes. Au début ils sont peu obliques à la face orale (comparer par exemple les radioles du plastron chez un *Echinocardium cordatum*, comme les a figurés Nichols (1959b, p. 389, fig. 26)). Sous l'action des muscles postérieurs, ils tendent à refouler le sable vers l'arrière ; il en résulte un mouvement de l'animal vers l'avant. A la fin les radioles se trouvent très inclinés vers l'arrière ; les muscles du bord antérieur les ramènent alors vers l'avant dans leur position primitive et le même mouvement recommence.

Des radioles miliaires ont été figurés partiellement (l'extrémité de la tige seulement) par A. Agassiz (1881, pl. 44, fig. 42 et 44) chez *E. keiensis* (sous le nom d'*E. oviformis*) et par Mortensen (1948b, p. 279, fig. 269) chez diverses espèces. Ce dernier les décrit comme légèrement élargis et épineux distalement. L'une des figures d'A. Agassiz représente un radiole en forme d'éventail (« fanshaped ») ; l'autre un piquant pointu, qu'on peut rapprocher d'un radiole du plastron de *Cassidulus caribaearum* (Mortensen 1948b, p. 209, fig. 183d).

Des radioles miliaires ont pu être examinés à la surface de la thèque chez un *E. rangi*. Ils se présentent comme de très fines baguettes cylindriques.

Source : MNHN, Paris

Les granules comme les tubercules comportent un cône et un mamelon perforé. Ils ne sont pas scrobiculés.

Malgré leur extrême petitesse et leur fragilité, de tels radioles miliaires ont été découverts chez un *Echinolampas* fossile. Sur l'*E. blaviensis* signalé précédemment, ils voisinent avec les radioles primaires.

En dehors des tubercules et des granules, on relève d'autres éléments de vestiture chez certains Echinolampes. Dans ses genres *Conolampas* et *Planilampas*, Mortensen (1948b, p. 265) signale dans les interambulacres des crêtes ou des verrues vitreuses (« glassy ridges or warts ») tout à fait manifestes, principalement à la face apicale.

Ces éléments font partie de ce que Lovén (1887, p. 86) embrasse sous le terme général d'épistroma. On en a déjà vu un exemple avec les protubérances épistromales du rebord péristomal (p. 61). Il s'agit d'excroissances de la thèque, qui ne comportent jamais d'appendices articulés, tels que des radioles ou des pédicellaires (Mortensen 1935, p. 531).

Elles revêtent les aspects les plus variés et sont connues dans beaucoup de groupes d'Oursins. Elle ont été décrites sous les noms les plus divers par les auteurs qui les ont étudiées. Sans vouloir être nullement exhaustif, on en donnera ici quelques-uns : « rudimentary spines » (= piquants rudimentaires) (A. Agassiz 1872-1874, p. 270) ; « protuberances » (= saillies), « glossy knobs » (= protubérances luisantes), « wart-like bosses » (= bosses semblables à des verrues), etc. (Lovén 1887, p. 86-97) ; « glassy tubercles » (= tubercules vitreux), « glossy spines » (= piquants luisants) (Hawkins 1917a, p. 205) ; « tubercules variciformes » (Lambert 1918a, p. 7 ; Lambert et Thiéry 1909-1925 (1921), p. 374) ; « papillae » (= papilles) (Mortensen 1935, p. 530). Ce dernier terme semble assez peu heureux pour désigner une formation calcaire solide. Ces diverses expressions ont une valeur essentiellement descriptive, sans qu'aucune n'ait une signification générale.

Il semble qu'il convient de rapporter aussi à l'épistroma la vestiture de la zone sternale chez certaines espèces. Elle consiste en de petites fossettes, les intervalles entre elles apparaissant granuleux ; il s'ensuit un aspect général qu'on peut qualifier de piqueté à la suite de Lambert (1918a, p. 8). C'est le cas pour certains *E. globulus amygdalina*, un *E. goujoni* (pl. VII, fig. 3), chez lequel les fossettes garnissent aussi la péristomienne impaire, des *E. linaresi* et un *E. cf. almerai* (toutes espèces de l'Eocène).

Dans le genre *Cassidulus* la zone sternale présente souvent le même aspect avec plus d'évidence. Elle est alors décrite comme « pitted », c'est-à-dire marquée de fossettes ou très exactement piquetée. *C. caribaearum* Lmk (Kier 1962, p. 178, pl. 26, fig. 5 et 7) en offre un exemple. Lovén (1874, p. 36), ayant examiné un individu très jeune de la même espèce, attribue cette structure à une surcroissance de la thèque. Dans un travail ultérieur (1887, p. 86-97), il étudie en détail les éléments de vestiture qu'il attribue à l'épistroma et en explique le mode de formation. Il est très étonnant qu'il ne fasse pas allusion à la zone sternale de *Cassidulus*, qui semble si manifestement en faire partie.

De même que pour les protubérances, il y a une certaine variation de forme parmi les fossettes. Il suffit pour s'en convaincre d'examiner

Source : MNHN, Paris

les zones sternales de divers Cassidulidés : *Rhyncholampas pacifica* A. Agassiz, *Cassidulus caribaearum* Lmk, telles que les ont figurées divers auteurs (A. Agassiz 1872-1874, Lovén 1874, Mortensen 1948b, Kier 1962).

D'après ce qui précède, on peut déjà se faire une idée des aspects variés que revêt l'épistroma chez les Echinolampes, aspects qui seront passés en revue un peu plus loin.

B) RÉPARTITION DES ÉLÉMENTS DE VESTITURE A LA SURFACE DE LA THÈQUE

Il convient d'examiner plus précisément la répartition à la surface de la thèque des divers éléments de vestiture. Des thèques munies de leurs piquants n'ont pas été très fréquemment figurées par les auteurs, à l'exception de Mortensen (1948b). A. Agassiz (1881, p. 123, pl. 37, fig. 10-11) a donné pour *E. keiensis* (sous le nom d'*E. oviformis*) une description particulièrement détaillée, d'une portée assez générale. Il note que les piquants primaires sont remarquablement courts sur l'ensemble de la face apicale, l'espace compris entre eux étant garni de fins piquants miliaires. A la face orale les primaires sont plus longs et les miliaires moins nombreux ; la longueur des premiers augmente encore au voisinage du péristome : sur les bourrelets du floscelle et la partie avoisinante des interambulacres, ils forment des touffes proéminentes.

Sur un *E. rangi* actuel, on a pu observer que, dans l'interambulacre postérieur, les radioles de la face orale sont inclinés vers l'arrière (ceci est visible sur de nombreuses figures d'Echinolampes actuels) ; ils présentent un anneau particulièrement développé, nettement oblique vers l'avant, avec un bouton dissymétrique, cette morphologie permettant l'insertion de muscles plus forts du côté postérieur (pl. IX, fig. 2). On a noté plus haut que ces radioles correspondaient à des tubercules excentriques dans leur scrobicule. On constate aussi de façon générale que les tubercules de la face apicale, porteurs de piquants petits, sont plus fins que ceux de la face orale, porteurs de piquants plus grands.

Selon A. Agassiz (1872-1874, p. 655 ; 1881, p. 123), l'aspect général des piquants et leur arrangement sur la thèque (au moins à la face apicale) rappellent plus des Clypéastroïdes, comme les Scutellidés, que les vrais Spatangoïdes.

Chez les fossiles, où les radioles sont presque toujours absents, une idée de la vestiture sera donnée par les caractères des tubercules et des granules. On examinera ceux-ci sur les diverses parties de la thèque. Pour apprécier la densité des tubercules Nisiyama (1935), après H. L. Clark (1917, p. 116), a proposé de compter le nombre de ceux-ci sur une surface de 25 mm² à l'extrémité des pétales et dans l'interambulacre 5. Cette estimation peut être utile, bien qu'elle ne renseigne pas sur la taille des tubercules, dont dépend leur espacement. Il faut surtout en retenir un ordre de grandeur.

Lorsqu'on envisage la vestiture d'un Echinolampe, sans autre précision, il s'agit principalement des interambulacres, qui offrent la plus

Source : MNHN, Paris

grande étendue à l'observation. Cependant le mode de vestiture n'est pas différent sur les ambulacres : à la face orale, où souvent, à première vue, aucune solution de continuité ne se remarque entre les aires, la tuberculation apparaît uniforme. A la face apicale l'ornementation de la zone interporifère des pétales s'accorde avec celle du reste de la thèque. On verra plus loin qu'elle peut facilement donner lieu à une appréciation chiffrée de la densité des tubercules.

On a déjà noté que le mode de vestiture différait à la face apicale et à la face orale chez un même individu. Pourtant à l'intérieur d'une espèce il constitue un caractère assez constant. C'est d'ailleurs l'avis de H. L. Clark (1917, p. 112), selon lequel la tuberculation est un caractère auquel on pourrait se fier davantage qu'à la forme générale de la thèque.

Dans le genre *Echinolampas* se rencontre la plus grande variation, comme le montrent les exemples suivants, pour lesquels on a compté à la face apicale le nombre de tubercules sur 25 mm² dans l'interambulacre 5:

E. sp., du Miocène de Corse (provenance précise inconnue) : 20 ;
E. barcinensis, de l'Helvétien de Syrie : 30 ;
E. rangi, actuel, d'Afrique occidentale : 40 ;
E. hoffmanni, du Quaternaire ancien de Rhodes ; 50-60 ;
E. cuvillieri, du Lutétien du Sénégal : 60 ;
E. calvimontana, du Lutétien du Bassin de Paris : 70.

Il est intéressant de remarquer que dans la même surface l'espacement des tubercules est très variable. *E. sp.* et *E. cuvillieri*, avec des densités de tubercules très différentes, ont l'un et l'autre des tubercules peu pressés, mais ils sont évidemment beaucoup plus petits chez la dernière de ces espèces. A ce point de vue *E. sp.* rentrerait dans la section des *Psammolampas*, autrefois créée par Lambert (1913, p. 136) pour certaines espèces aux tubercules espacés.

L'épistroma joue un rôle important dans la vestiture de la thèque, bien que cela semble avoir, le plus souvent, échappé à l'attention des observateurs. Cependant Hawkins (1920b, p. 400) notait déjà que chez l'actuel *E. sternopetala* la tuberculation selon le mode à demi vitreux (« in hour-glass pattern ») caractéristique de *Conulus* semble persister chez l'adulte. Celle d'*E. deshayesi*, du Sahélien d'Oran, paraît très voisine (pl. IX, fig. 10). L'espace entre les tubercules, qui sont assez distants, est garni de bosses irrégulières, entremêlées de quelques granules. *E. appendiculata*, de l'Eocène moyen et supérieur de Caroline du Nord, offre une ornementation assez comparable (pl. IX, fig. 9). Mais il s'y ajoute de nombreuses fossettes, entre des tubercules prolondément scrobiculés, réalisant un aspect piqueté caractéristique. Celui-ci est visible sur une photo donnée par Cooke (1959, pl. 22, fig. 5). Clark et Twitchell (1915, p. 150) signalent qu'à la face apicale la surface est marquée de nombreuses fossettes.

E. appendiculata montre une autre particularité remarquable, à la face apicale. Le long des lignes de sutures des plaques interambulacraires, surtout des sutures médianes, le mode de vestiture du reste de la thèque s'interrompt et il subsiste une étroite bande presque nue, garnie seulement de quelques granules (pl. IX, fig. 9). Cette ornementation évoque un peu celle de la zone sternale de certaines espèces. On pourrait

Source : MNHN, Paris

peut-être aussi la rapprocher de celle des aires périplastronales d'*Echinocorys sculata*. Là se rencontre le type de tubereulation *d* défini par STEPHENSON (1963, p. 465, fig. 5), dans lequel il n'y a pas de tubercules et les granules sont espacés au maximum.

Une ornementation piquetée se manifeste chez d'autres espèces : *Echinolampas sp.*, du Miocène de Corse (coll. Muséum, Paléont.), où les fossettes sont beaucoup plus petites et beaucoup moins profondes ; *E. linaresi*, de l'Eocène moyen de la province d'Alicante, où, relativement peu abondantes, elles apparaissent par places, l'état de conservation intervenant peut-être dans cette apparence contingente.

Le mode de vestiture des *Echinolampas* de l'Eocène moyen du Sénégal, *E. anceps*, *E. cuvillieri*, *E. rogeri*, serait peut-être aussi à rapporter à l'épistroma. Il semble analogue à celui d'*E. deshayesi*, mais les tubercules et les bosses sont beaucoup plus fins. En outre on trouve à la face orale des protubérances variciformes très évidentes (pl. IX, fig. 8).

Chez certains *Hypsoclypus* existent des verrues vitreuses. Chez un *H. semiglobus*, de l'Helvétien des Landes (?) (Muséum, Paléont.), elles se présentent comme des bosses de la taille d'un tubercule, en faible saillie sur le niveau général de la thèque, qui garnissent tout l'espace compris entre les tubercules (pl. X, fig. 4). Formant parfois des alignements, elles revêtent alors un aspect qu'on ne saurait mieux qualifier que de variciforme. Elles sont assez fragiles et creuses, comme le montrent les parties un peu usées de la thèque, où se voit une ornementation qui rappelle de loin l'aspect piqueté d'*E. appendiculata*. Des observations concordantes ont été faites sur divers spécimens de la même espèce, dont un provenant de l'Helvétien de Narosse (Landes). Il semble que jusqu'à présent ce mode de vestiture particulier ait complètement échappé à l'attention.

L'ancien *H. oranensis*, d'après un spécimen tortonien du Maroc septentrional (coll. Serv. géol. Maroc), présente aussi de l'épistroma à sa face apicale. Ce sont des bosses plus ou moins variciformes. A propos de cette espèce, MORTENSEN (1918b, p. 316) notait que sa ressemblance avec *Conolampas* est frappante. Or ce dernier sous-genre possède précisément des verrues vitreuses.

On a signalé plus haut la présence de forts radioles sur les bourrelets du floscelle et la région adjacente des interambulacres, chez les Echinolampes actuels. Certaines espèces fossiles ont dû présenter la même vestiture, comme en témoignent les tubercules. Le cas d'*E. rogeri*, chez lequel la tuberculation est particulièrement fine à la face apicale, mérite de retenir l'attention. Un spécimen du Lutétien de Magniagn (Sénégal) (coll. Tessier) (fig. 93 et pl. V, fig. 2) a des tubercules très développés sur les bourrelets du floscelle, qui sont très saillants, et plus loin dans les interambulacres. Sur le vivant devaient exister des touffes de radioles entre les phyllodes, comme chez l'actuel *E. keiensis*.

A la face orale, un des traits les plus marquants de la vestiture réside dans la zone sternale. Celle-ci a été définie précédemment (p. 145) comme la partie médiane de l'interambulacre impair. Souvent dépourvue de tubercules, elle montre une ornementation particulière. Elle peut être piquetée comme on l'a vu plus haut (*E. linaresi*, de l'Eocène moyen de la province d'Alicante, par exemple). On a signalé aussi que, chez les

Source : MNHN, Paris

Echinolampas de l'Eocène du Sénégal, il s'y rencontrait des protubérances variciformes ; au milieu de celles-ci sont épars quelques granules. Cette ornementation existe aussi au-delà de l'intercambulacre 5, elle se poursuit suivant le plan de symétrie bilatérale dans l'ambulacre impair (pl. IX, fig. 8). Chez *Micraster coranguinum*, NICHOLS (1959b, p. 418, fig. 40) décrit, dans les aires périplastronales, des crêtes et bosses alignées grossièrement dans le sens antéro-postérieur, avec quelques petits tubercules. Ce mode de vestiture s'apparente à celui qui vient d'être décrit. D'autres fois la zone sternale apparaît comme une bande nue, garnie seulement de granules, qui déborde un peu de part et d'autre de la ligne de suture médiane de l'interambulacre 5 (pl. IX, fig. 6 : on en distingue le début en arrière du péristome ; pl. III, fig. 5).

Il arrive aussi que la zone sternale ne se manifeste par aucune vestiture spéciale : les tubercules de la face orale se poursuivent sur elle sans discontinuité (pl. III, fig. 10). Cela survient à l'intérieur d'une espèce. LAMBERT (1912-1927, p. 42) notait à propos d'*E. stellifera* que la présence ou l'absence d'une zone sternale granuleuse paraît d'ordre purement individuel. Selon MORTENSEN (1948b, p. 265), c'est un caractère variable chez une espèce. Cependant chez les *Echinolampas* de l'Eocène du Sénégal la zone sternale garnie de protubérances variciformes paraît être habituelle.

Chez le genre voisin *Rhyncholampas* la zone sternale, souvent très développée, est beaucoup plus constante. Il est intéressant de la comparer à celle des Echinolampes. A. AGASSIZ (1872-1874, p. 554, pl. 15a, fig. 1) l'a bien décrite chez *R. pacifica*. KIER (1962, pl. 27, fig. 7-8) en donne une excellente figure. Le premier auteur parle d'une bande lisse en forme de dague s'étendant du bord antérieur au bord postérieur. Cette morphologie existe chez les *Echinolampas* de l'Eocène du Sénégal, mais pas au même degré d'extension. La vestiture est constituée par de courts piquants minces, semblables à des soies. Dans le genre *Echinolampas* de tels piquants sont sans doute analogues à celui qu'a figuré A. AGASSIZ (1881, pl. 44, fig. 42).

C) RÔLE DES DIVERS MODES DE VESTITURE

La question du rôle des diverses structures qui viennent d'être décrites se pose. A la face apicale, où les piquants sont très petits, ils semblent surtout servir d'organes de protection. Mais il ne faut pas oublier la part qu'ils doivent prendre à l'activité ciliaire de la thèque. On sait en effet que celle-ci est recouverte par un épithélium cilié, qui entretient des courants à sa surface, comme c'est le cas par exemple chez les Spatangues (NICHOLS 1959a, p. 68), ces courants se dirigeant vraisemblablement vers les bords de la thèque et par dessus l'ambitus. Par l'épithélium couvrant leur base, les radioles augmentent la surface ciliée et contribuent à assurer l'activité ciliaire indispensable.

Chez les formes où l'épistroma est bien développé à la face apicale, on peut énoncer une hypothèse sur son rôle possible, d'après une comparaison avec la zone sternale. Un Oursin régulièrement conique, aux

Source : MNHN, Paris

pétales très longs et à la face orale presque complètement plane, tel que *Hypsoclypus semiglobus*, devait vivre très peu enfoui et exposé à la « pluie » de particules du sédiment. Comme dans le cas de la zone sternale examiné plus bas, la possession de bosses vitreuses semble favorable à un acheminement rapide de ces particules vers le bas de la thèque. On pourrait peut-être admettre que les sutures granuleuses d'*E. appendiculata* représentent le même avantage pour l'animal.

Quant aux fossettes qui accompagnent ce mode de vestiture, chez la même espèce, on s'interroge sur leur signification. Chez certains Réguliers, les Temnopleuridés, les fossettes sont très fréquentes et varient au plus haut degré. Mortensen (1943, p. 42) leur assigne une fonction respiratoire. Mais il n'est pas sûr qu'il y ait homologie entre elles et celles des Echinolampes, où on en trouve dans la zone sternale.

Etant donné le mode de vie présumé des Echinolampes, à demi-enfoui, on ne peut s'empêcher d'attribuer un rôle fouisseur aux piquants de la face orale. En réalité le qualificatif de fouisseur, qui implique semble-t-il l'idée de terrier, est un peu abusif dans ce groupe d'Oursins. Nichols (1959a, p. 74), voulant distinguer à cet égard le comportement supposé de *Micraster* (*Isomicraster*) *senonensis*, comparé à celui de l'actuel *Spatangus raschi*, et celui des *Micraster sensu stricto*, emploie l'expression « ploughing form », c'est-à-dire forme laboureuse. Ce terme paraît bien approprié aux Echinolampes, ou du moins à la plupart d'entre eux. On a vu plus haut (p. 167) le rôle locomoteur des mêmes radioles.

Quant à ceux qui garnissent les bourrelets du floscelle, ils doivent intervenir dans les processus de la nutrition. A l'intérieur du goulot péristomal ils constituent une grille sur laquelle les podia phyllodéens déposent les particules nutritives captées sur le substratum.

Il convient d'examiner quelle peut être l'utilité d'une zone sternale différenciée, d'apparition souvent épisodique chez une espèce donnée.

Chez les Spatangues vivants, on sait que le plastron constitue le principal organe locomoteur, grâce à ses piquants développés. Cependant les radioles situés en avant de la thèque grattent le sédiment avec lequel ils sont en contact, tandis que ceux des bords latéraux le font passer en arrière. De part et d'autre du plastron existent deux avenues dont la vestiture est réduite, les aires périplastronales. Celles-ci fournissent les principales voies par lesquelles passe le matériel détaché du substratum (Nichols 1959b, p. 390).

On a eu l'occasion de comparer l'ornementation de la zone sternale de certains *Echinolampas* à celle des aires périplastronales de *Micraster coranguinum* ou même indirectement d'*Echinocorys scutata*. Il s'ensuit qu'on doit pouvoir admettre — au moins dans certains cas — une fonction analogue. En l'espèce la zone sternale garnie de protubérances variciformes des *Echinolampas* de l'Eocène du Sénégal aurait servi au passage du sédiment en arrière de l'animal, au cours de son déplacement. Selon Nichols (1959b, p. 418) l'augmentation de la granulation sur les aires périplastronales a la signification suivante : l'Oursin fait davantage confiance à l'activité ciliaire qu'à l'action de grands radioles, pour repousser vers l'arrière le sédiment sur lequel il repose.

On a été amené à envisager la même explication pour la face orale de certains *E. goujoni*, qui réalise une sorte de large gouttière longitu-

Source : MNHN, Paris

dinale (elle a été signalée plus haut (p. 134) (pl. 11, fig. 2)). Une bande sternale presque nue en occupe le fond. Cette disposition paraît particulièrement favorable au déplacement de l'Oursin. Chez les *Archiacia*, qui présentent des traits de structure voisins à la face orale, Szörényi (1955, p. 384) admet un comportement analogue.

D) VESTITURE DES PÉTALES

On envisagera maintenant la vestiture de la région pétaloïde des ambulacres. Elle consiste principalement en des tubercules et des granules qui continuent dans les zones interporifères l'ornementation qui existe à la face apicale. Dans les zones porifères existe une ligne de fins granules sur la bande de test qui sépare deux paires de pores successives. Assez tôt on a voulu apprécier la densité de la tuberculation à la surface de la thèque en comptant, selon une direction transversale, le nombre de tubercules compris entre les deux zones porifères d'un pétale, dans sa partie la plus large. C'est ainsi que Pomel (1887, p. 163-170) ne manque pas d'indiquer ce nombre dans ses descriptions des Echinolampadidés miocènes d'Algérie. A son tour Döderlein (1906, p. 240) insiste sur son importance en tant que caractère spécifique. Montensen aussi (1948b, p. 264) lui reconnaît une grande valeur systématique.

TABLEAU XVI

Nombre de tubercules par série transverse dans la zone interporifère	Nombre de spécimens		
	Pétale impair	Pétales latéraux	Pétales postérieurs
5		2	
6	6	7	2
7	6	7	4
8	3	4	6
9		4	3
10			1
Total	15	24	18
Moyenne	6,8	7	7,8

Il est donc intéressant d'examiner si ce nombre est bien constant à l'intérieur d'une espèce donnée. On doit remarquer qu'il dépend de la largeur de la zone interporifère, donc de la largeur du pétale et aussi de la largeur des zones porifères, largeurs qui sont elles-mêmes relativement variables. On a étudié à ce point de vue des *E. stellifera*, provenant du Lutétien de Blaye (Gironde). Vingt-cinq exemplaires ont fourni les résultats suivants (tableau XVI).

Source : MNHN, Paris

On voit qu'il existe une certaine variation à l'intérieur d'un même individu, où le nombre de tubercules est généralement plus faible dans le pétale impair et un peu plus fort dans les pétales postérieurs, ceci étant dû aux largeurs différentes de ces pétales. A l'intérieur de l'espèce, la variation n'est pas très considérable. Il faut surtout retenir un ordre de grandeur de celle-ci.

Chez des *E. burdigalensis*, du Lutétien de Couquèques (Gironde) on a obtenu des résultats comparables : nombre d'exemplaires : 12 ; étendue de la variation : 5 à 7 ; nombre de tubercules dans la zone interporifère (moyenne) : pétale impair : 5,5 ; pétales latéraux : 5,6 ; pétales postérieurs : 5,9. Il semble donc qu'on peut considérer ce nombre comme donnant une assez bonne approximation de la densité des tubercules à la face apicale. La variation au cours de l'ontogénie sera examinée plus loin.

FIG. 125. — *E. ovalis*, Eocène supérieur, (?) Bordelais (coll. Muséum, Paléont.). — Zone porifère IIIb (x 4).

Il arrive que des tubercules primaires existent sur la crête qui sépare deux paires de pores successives d'une zone porifère, crête où ne se rencontrent habituellement que des granules. Ainsi chez *E. crassa*, MORTENSEN (1948b, p. 264, fig. 256) note qu'il y a habituellement un tubercule, quelquefois même deux ; chez *E. keiensis* il mentionne quelques tubercules additionnels sur son plus grand spécimen. Un *E. rangi*, de provenance inconnue (coll. Muséum, Paléont.), en montre aussi çà et là à travers ses zones porifères. Le même fait n'est pas exceptionnel chez les Echinolampes fossiles. Il est particulièrement fréquent vers l'extrémité distale des pétales, là où les pores commencent à s'espacer. On peut en donner comme exemple *E. ovalis* (fig. 14), *Echinolampas sp.*, du Miocène de Corse (fig. 79). Mais chez la première espèce, un individu

Source : MNHN, Paris

de l'Eocène supérieur du Bordelais (coll. Muséum, Paléont.) le montre à un degré beaucoup plus développé, notamment dans la zone porifère de gauche de son pétale impair (fig. 125). On peut citer aussi un *E. cf. polita*, de l'Eocène moyen des environs d'Ankara (Turquie). Cependant chez un *Hypsoclypus semiglobus*, de l'Helvétien des Landes (?), on trouve, dans les pétales II et III, une moyenne d'environ un tubercule toutes les deux paires de pores, la distribution étant assez irrégulière.

A quoi correspond ce fait, qui apparaît souvent comme une anomalie, plus rarement comme habituel ? Chez *E. crassa* un individu jeune, de 47 mm, ne montre aucun tubercule sur la crête interporifère. N'y a-t-il donc pas un rapport avec l'âge de l'individu ? Un matériel plus abondant serait nécessaire pour élucider cette question.

Il resterait à envisager la vestiture sur l'appareil apical. Cela a déjà été fait dans le chapitre concernant celui-ci.

E) ONTOGÉNIE DES DIVERS MODES DE VESTITURE

Il convient d'examiner comment se réalisent au cours de l'ontogénie les différents modes de vestiture décrits. On admet généralement que, chez le jeune Cassiduloïde, la tuberculation est relativement grossière par rapport à celle de l'adulte. C'est en tout cas ce que constate Kier (1962, p. 183) chez *Rhyncholampas pacifica*. Il observe que chaque tubercule s'accroît très peu, lorsque la taille de l'Oursin augmente. A. Agassiz (1872-1874, p. 337) exprime une opinion analogue.

E. leymeriei a permis des observations concordantes. Chez le jeune de 14,8 mm (pl. X, fig. 2) les tubercules sont très espacés, la théque a un aspect piqueté très frappant. A un stade plus âgé (27,1 mm : Lutétien de l'Ausille (Hérault) (coll. Lambert)) ils deviennent beaucoup plus serrés, l'intervalle entre eux équivalant à peine à un tubercule, et l'aspect piqueté ne subsiste que par places ; plus tard enfin ce dernier a complètement disparu. *E. anceps* montre également des tubercules plus espacés chez le jeune. *E. depressa* fournit aussi une illustration de ce fait (A. Agassiz 1872-1874, pl. 16, fig. 17-21 ; 1883, pl. 16), au même titre que *Conolampas sigsbei* (A. Agassiz 1872-1874, pl. 16, fig. 1-5, 8-16, sous le nom d'*E. depressa* ; Lovén 1888, pl. 1, sous le nom de *Pygastrides relictus*).

Comme chez les Holectypoïdes (Hawkins 1912, p. 472), le nombre de tubercules sur chaque plaque interambulacraire dépend pour une grande part de la taille, c'est-à-dire de l'âge, de l'individu considéré. A ce propos Hawkins (1911, p. 444) écrit que chez un *Echinolampas* post-larvaire chaque plaque *interambulacraire* porte un tubercule unique, passant ainsi par un stade *Cidaris*. Il répète cette assertion en 1912 (p. 474), mais ne la réitère pas en 1920 (b, p. 400). A la vérité cet auteur semble avoir interprété un peu abusivement une phrase d'A. Agassiz (1872-1874, p. 337 et 742), qui n'indique ce fait que pour les plaques ambulacraires.

Cependant Hawkins (1920b, p. 399) signale très justement que le jeune *E. depressa* (mais il s'agit en réalité de *Conolampas sigsbei*) pré-

Source : MNHN, Paris

sente, au cours de son développement, le mode de vestiture à demi vitreux (« hour-glass pattern ») caractéristique de *Conulus*, mode de vestiture que *E. sternopetala* conserverait à l'état adulte (voir fig. 43). On doit remarquer que le très jeune *Conolampas sigsbei*, décrit par Lovén (1888) sous le nom de *Pygastrides relictus*, était placé par cet auteur parmi les Holectypoïdes, et plus précisément parmi les Echinoconidés (devenus plus tard Galéritidés), famille assez proche des Conulidés pour avoir été parfois confondue avec elle.

La tuberculation du jeune *E. leymeriei* cité plus haut rappelle l'ornementation holectypoïde par sa faible densité. On a énuméré précédemment diverses espèces d'Echinolampes qui, à l'état adulte, présentent un mode de vestiture rappelant les Holectypoïdes. Hawkins (1920b, p. 400) semble donc fondé à souligner les relations entre ces deux groupes d'Oursins. Il va même plus loin, puisqu'il fait dériver *Echinolampas* d'un ancêtre Holectypoïde. En conclusion il semble qu'on peut considérer les espèces pourvues d'épistroma comme de caractère relativement peu évolué.

En ce qui concerne la face orale, on doit examiner l'origine des principales différenciations, à savoir la région des bourrelets et celle de la zone sternale. A. Agassiz (1872-1874, p. 336, pl. 16, fig. 20) note que chez le jeune *Echinolampas depressa* il n'y a pas de bourrelets, mais qu'il existe une accumulation de petits tubercules étroitement serrés, identiques à ceux des bourrelets chez les Echinolampadidés âgés. Au sujet de la zone sternale, il admet que cette bande lisse, bien marquée chez le jeune, pourrait disparaître au cours de la croissance et ne plus subsister que par de faibles traces chez des spécimens âgés. De fait on a vu que l'ornementation piquetée, très développée à la face apicale chez le jeune *E. leymeriei*, finit par disparaître complètement chez les individus adultes. Or le même type de vestiture existe aussi, chez la même espèce, sur la zone sternale (pl. IX, fig. 7), mais, ici, il persiste chez des échantillons de taille relativement grande.

E. anceps, de l'Eocène moyen du Sénégal, qui présente habituellement une zone sternale bien différenciée à l'état adulte, permet d'étudier la formation de celle-ci. Un individu de 16,6 mm de longueur, provenant de M'Bathié (coll. Gorodiski n° 686), en parfait état, montre dans la partie médiane de l'interambulacre impair une surface finement piquetée, avec çà et là quelques granules, mais il n'y a pas trace des bosses variciformes très évidentes, qu'on trouve chez un exemplaire de 30 mm de la même localité. Un jeune de 13,9 mm, de Lambaye (coll. Gorodiski n° 465), offre plus de détails (pl. X, fig. 1). Dans la partie voisine du péristome, on voit s'élever au-dessus du niveau général de la thèque, à côté d'un tubercule du bourrelet du floscelle et de quelques granules, de petites bosses irrégulières, très saillantes, qui tendent à s'anastomoser. Elles formeront plus tard l'épistroma si manifeste d'un spécimen de 29 mm, où les tubercules bordant la zone sternale n'apparaissent pas en relief par rapport à celle-ci. Lovén (1874, p. 36, pl. 7, fig. 65) a décrit un processus analogue chez *Cassidulus caribaearum*.

Source : MNHN, Paris

On constate ici que l'ornementation de la zone sternale, bien loin de disparaître au cours de la croissance, se développe au cours de celle-ci.

Les pétales montrent, durant l'ontogénie, une notable variation dans leur vestiture. La comparaison des figures d'*E. crassa* données par Mortensen (1948b, fig. 256 et 277a) est instructive à cet égard. Chez l'adulte on compte six tubercules dans la zone interporifère, chez le jeune il n'y en a que deux ou trois. *E. kleini*, de l'Oligocène de Bünde (Westphalie), a permis des observations concordantes :

Nombre de tubercules dans la zone interporifère des pétales postérieurs : jeune de 42,2 mm (coll. Lambert) : 3-4 ; adulte de 54,6 mm (coll. Muséum, Paléont.) : 6 ; adulte de 80 mm (coll. Muséum, Paléont.) : 7.

De même *E. anceps*, du Lutétien de M'Bathié (Sénégal) (coll. Gorodiski) : 14,2 mm : 2 ; 16,6 mm : 2 ; 26,3 mm : 3 ; 30 mm : 4. Une variation analogue concerne les granules de la crête entre deux paires de pores successives.

Sur la foi d'A. Agassiz (1872-1874, p. 337 et 742, pl. 16, fig. 4), Hawkins (1911 et 1912) avait cru à l'existence d'un stade unituberculé chez les *Echinolampas* très jeunes. En réalité, comme il l'a reconnu lui-même plus tard (1920b), il y a un tubercule par groupe de trois plaques.

L'ontogénie des tubercules de l'apex a été examinée ailleurs (voir chapitre « Appareil apical »).

On mentionnera ici pour mémoire que les Echinolampes présentent des pédicellaires de trois sortes, tridentés, ophicéphales et trifoliés. Il n'y en a pas de globifères. Ces appendices semblent n'avoir jamais été retrouvés chez des *Echinolampas* fossiles. Leur petitesse l'explique facilement.

Résumé. — Chez les fossiles, les radioles conservés sont rares. A la face orale, il existe des radioles asymétriques (anneau oblique vers l'avant), implantés obliquement sur des tubercules, qui sont excentriques dans leurs scrobicules. Leurs mouvements vers l'arrière permettent à l'Oursin d'avancer. Des éléments de vestiture faisant partie de l'épistroma, c'est-à-dire des excroissances de la thèque dépourvues d'appendices articulés, sont décrits pour la première fois chez des Echinolampes fossiles. L'aspect « piqueté » de la thèque est attribué à l'épistroma.

Les tubercules de la face apicale, porteurs de piquants plus petits, sont plus fins que ceux de la face orale, porteurs de piquants plus grands. La tuberculation de la thèque fournit un assez bon caractère spécifique. La densité des tubercules peut être appréciée, en en comptant le nombre sur vingt-cinq millimètres carrés ou bien, selon une direction transversale, à travers la zone interporifère des pétales.

A la face apicale, un mode de vestiture comportant de l'épistroma existe chez *E. deshayesi*, *E. appendiculata*, *Hypsoclypus semiglobus*, *Conolampas oranensis*. A la face orale, la différenciation de la zone sternale et son ornementation sont très variables.

Les piquants de la face apicale jouent un rôle de protection, mais interviennent aussi dans l'activité ciliaire. L'épistroma pourrait faciliter l'acheminement vers le bas des particules, qui tombent en pluie sur la thèque. Les Echinolampes sont laboureurs plutôt que fouisseurs. Une zone sternale différenciée réaliserait une voie de passage, pour le matériel détaché du substratum et repoussé en arrière au cours du déplacement.

Le nombre de tubercules de la zone interporifère des pétales manifeste une certaine variation, à l'intérieur d'un individu et d'une espèce. Des tubercules existent parfois sur la crête entre deux paires de pores successives.

La tuberculation du jeune est relativement grossière et espacée. L'ornementation piquetée de la face apicale disparaît au cours de la croissance, chez *E. leymeriei*. Par les caractères de leur vestiture, certains Echinolampes rappellent les Holectypoïdes. La zone sternale se différencie durant l'ontogénie. Le nombre de tubercules de la zone interporifère des pétales augmente avec l'âge.

Source : MNHN, Paris

XVIII. — SPHÉRIDES

A) DESCRIPTION

KIER (1957, p. 852) semble avoir le premier attiré l'attention sur les fossettes des sphérides chez les *Echinolampas* fossiles. Il signale qu'on peut les confondre facilement avec des pores du phyllode. Chez les actuels les sphérides n'ont pas fait l'objet d'études spéciales dans ce groupe. On trouve cependant une assez bonne figure de leur disposition générale dans leurs fossettes chez A. AGASSIZ (1904, pl. 65, fig. 1) (fig. 33) et un dessin d'un sphéride isolé, accompagné d'un commentaire très succinct, chez H. L. CLARK (1917, p. 118, pl. 144, fig. 25).

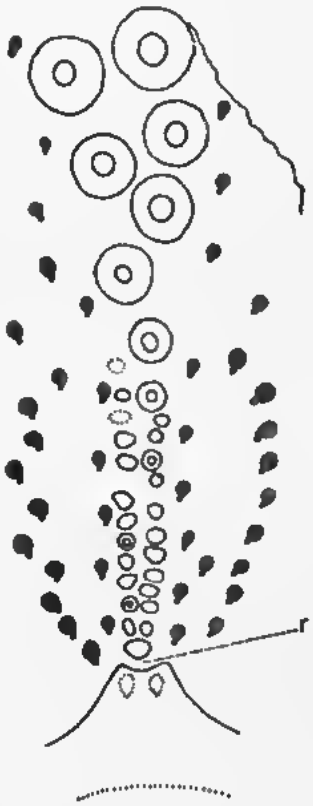


FIG. 126. — *E. hemisphaerica*, Miocène, provenance inconnue (coll. Muséum, Paléont.). — Ambulacre IV, phyllode (x 7,5). (r : rebord péristomal).

On a pu les étudier directement chez un *E. rangi*, de provenance inconnue (coll. Muséum, Paléont.). Les fossettes forment deux rangées régulières, encore que parfois interrompues de loin en loin par un granule, comprises entre les colonnes de pores les plus internes du phyllode (fig. 56A). Dans l'ambulacre II on compte neuf fossettes dans la rangée de gauche (a) et huit dans celle de droite (b), non comprise la plus proxi-

Source : MNHN, Paris

male, et par conséquent la plus ancienne, qui est impaire. Chacune des fossettes renferme un sphéride, à l'exception de l'impaire qui en contient deux.

Les sphérides se présentent comme de petites sphères translucides, d'environ 0,10 mm de diamètre (pl. X, fig. 3). Celui d'*E. sternopetala*, qu'à figuré H. L. Clark (1917), a une forme moins régulière, oblongue, avec un des pôles mucroné, correspondant sans doute à l'articulation sur la thèque.

La première fossette, impaire, s'ouvre juste en arrière du rebord péristomal (fig. 126 et pl. III, fig. 6). Elle est toujours plus ou moins allongée, chez les diverses espèces, et parfois d'apparence plus ou moins bilobée ; son grand axe est souvent oblique par rapport à la direction transversale du phyllode (fig. 75). On a noté plus haut (p. 57) qu'il est incliné vers les colonnes de pores de la deuxième série. Sur la figure 75, qui représente le phyllode d'un ambulacre III, la fossette est penchée vers la gauche, c'est-à-dire du côté de la péristomienne unipore ou de la deuxième série de plaques.

Dans les divers ambulacres d'un même individu, la disposition de la première fossette est donc variable. Sur la figure 61 (*E. kleini*), on constate qu'elle correspond très exactement à la règle.

Le nombre de fossettes présente aussi quelques fluctuations, selon les radius et les colonnes de plaques de ceux-ci. Dans l'exemple précédent, un *E. kleini*, de l'Oligocène de Bünde (Westphalie) (coll. Muséum, Paléont.), on obtient les résultats suivants, en comptant la fossette impaire à la fois dans chaque colonne d'un ambulacre donné (ce qui est légitime, puisqu'elle contient deux sphérides).

Ambulacres	I		II		III		IV		V	
Colonnes	*a*	b	*a*	b	a	*b*	*a*	b	a	*b*
Nombres de fossettes	9	10	9	11	10	9	12	13	10	8

Selon les divers ambulacres, la variation n'est pas très grande, sauf pour le radius IV, où le nombre de fossettes est nettement plus grand. Dans les colonnes de plaques il y a davantage de fossettes dans les colonnes de la deuxième série, Ib, IIb, IIIa, IVb, Va (on a vu plus haut que la fossette impaire était inclinée aussi du côté des colonnes de la deuxième série). Cette règle semble générale, on la retrouve chez beaucoup de spécimens d'espèces diverses, bien que le nombre de fossettes puisse aussi être le même dans les deux colonnes d'un ambulacre.

Le nombre moyen des sphérides varie à l'intérieur d'une espèce. Une statistique portant sur vingt exemplaires adultes d'*E. stellifera*, du Lutétien de Blaye (Gironde), a fourni les résultats suivants (pour chaque ambulacre on a indiqué entre parenthèses la moyenne entre les nombres de fossettes des deux colonnes) (tableau XVII).

La règle du plus grand nombre de fossettes dans les colonnes de plaques de la deuxième série est vérifiée. Il apparaît aussi que le nombre de fossettes est un peu plus faible dans l'ambulacre impair. Ceci serait à rapprocher du moindre développement du phyllode dans ce même ambulacre. La variation est importante selon les individus (la variation au cours de l'ontogénie sera envisagée plus loin). Cependant les

Source : MNHN, Paris

moyennes dans les divers radius ne sont pas très différentes. Ce sont : (I) 5,1 ; (II) 4,6 ; (III) 4,2 ; (IV) 4,5 ; (V) 4,9. On pourra en retenir un ordre de grandeur.

TABLEAU XVII

N°s des Exemplaires	Ambulacres et colonnes														
	I			II			III			IV			V		
	a		*b*	*a*		*b*	*a*		*b*	*a*		*b*	*a*		*b*
1	4	(5,5)	7	4	(5)	6	4	(4)	4	4	(5)	6	5	(4,5)	4
2	4	(5)	6	—		—	4	(4)	4	5	(5)	5	5	(5)	5
3	3	(3)	3	4?	(4)	4?	4	(3,5)	3	4	(3)	2?	—		—
4	6	(6,5)	7	—		—	—		—	—		—	6?	(6)	6?
5	—		4	—		—	4	(4)	4	4	(4)	4	4	(4)	4
6	4	(5)	6	5	(5)	5	6	(5)	4	5	(5,5)	6	6	(5,5)	5
7	6	(6)	6	5	(6)	7	6	(5)	4	7	(6)	5?	7	(6)	5
8	5	(5)	5	6	(6)	6	4	(4)	4	4	(5)	6	8	(6,5)	5
9	6	(6)	6	6	(6)	6	4	(3)	2	4	(4)	4	—		—
10	4	(5)	6	3	(3,5)	4	—		—	4?	(4)	4?	5	(4,5)	4
11	6	(6)	6	4	(5)	6	4?		—	4	(5)	6	6	(5)	4
12	6	(6)	6	4	(6)	8?	6	(5)	4	6	(6,5)	7?	6	(6)	6
13	4	(4)	4	3?	(2,5)	2?	—		—	2?	(2)	2?	5	(3,5)	2?
14	6	(7)	8?	—		—	6?	(5,5)	5?	4	(4)	4	7?	(6)	5?
15	6?	(6)	6?	—		—	5?	(5)	5?	—			6?	(6)	6?
16	—		—	—		—	4?	(4)	4?	6	(6)	6	6	(5)	4
17	—		—	4?	(4)	4?	6	(5)	4	—		—	—		—
18	2	(3)	4	2	(3)	4	4	(3)	2	2	(3)	4	4	(3)	2
19	5	(5,5)	6	4	(5)	6	—		—	6?	(5)	4	—		—
20	4	(4)	4	4?	(4)	4?	4?	(4)	4?	4?	(4)	4?	4	(4)	4

Selon les espèces le nombre de fossettes est très variable : *E. kleini* : environ 10 ; *E. stellifera* : 4,5 à 5 ; *E. barcinensis* : 7 (fig. 30) ; *E. hemisphaerica* : 11 (fig. 126) ; *E. scutiformis* : 12 (fig. 71).

Les résultats précédents sont encore trop fragmentaires pour permettre de se prononcer définitivement sur la valeur spécifique de ce caractère. En raison de la variabilité intraspécifique, on ne devra lui accorder qu'une confiance limitée.

B) ONTOGÉNIE

Au cours de l'ontogénie, le nombre de sphérides varie largement. Les stades les plus jeunes sont bien connus. A. Agassiz (1904, p. 120, pl. 64, fig. 3) a figuré la région péristomienne d'un *E. depressa* de 4 mm de long (fig. 42). On y voit sur la suture perradiale un sphéride unique, placé, selon cet auteur, du côté de la deuxième série de plaques ambulacraires. Bien que cela ne soit guère visible sur la figure, ce sphéride dépendrait donc de la colonne de plaques de gauche. *Conolampas sigsbei*, à 3,5 mm de longueur, montre aussi une fossette unique, au milieu de

Source : MNHN, Paris

l'ambulacre, en arrière du rebord péristomal (Lovén 1888, p. 4, pl. 1, fig. 4 et 7 (sous le nom de *Pygastrides relictus*)) (fig. 43). Kier (1957, p. 851, fig. texte 2b) indique que, chez un jeune *E. fraasi* de 4,4 mm, il existe une fossette impaire en arrière des pores buccaux.

Ce stade à un seul sphéride par ambulacre est intéressant. Il est connu chez les très jeunes Spatangoïdes, tels que *Brissopsis lyrifera* (Lovén 1874, p. 36, pl. 3, fig. 32). Il rappelle *Echinocyamus*, chez lequel il n'y a que cinq sphérides chez l'adulte (Cuénot 1948, p. 190), caractère qui est considéré précisément comme propre à un très jeune Oursin. Cependant d'autres genres de Clypéastroïdes le présentent aussi (Hyman 1955, p. 434).

On est assez mal renseigné sur le stade suivant. Chez un jeune *Cassidulus caribæarum*, de 4 mm de longueur, Lovén (1874, p. 36, pl. 7, fig. 62) signale qu'il y a déjà deux sphérides, celui de la péristomienne unipore, plus grand, devant avoir été le premier formé. A 7 mm de longueur il y a quatre sphérides, tous visibles dans de profondes cavités ; à 12 mm il y en aura six. Mais il se produit une surcroissance de la thèque et un recouvrement des sphérides dans l'ordre de leur apparition. Cependant les deux premiers sphérides restent logés dans des cavités indépendantes.

Chez les Echinolampes, le premier sphéride est aussi du côté de la péristomienne unipore et, à l'âge adulte, la première fossette est inclinée de ce côté, conformément à la disposition précoce. Plus tard un deuxième sphéride doit apparaître sur la péristomienne bipore et peut-être y a-t-il fusion ultérieure des fossettes des deux premiers sphérides, à moins que celles-ci ne se développent sous la forme d'une cavité unique.

Le nombre de sphérides augmente avec l'âge. Chez un *E. nucleus* de 14,2 mm (fig. 38) il y en a deux dans chaque colonne de plaques ; à 36,6 mm (fig. 52) il y en a quatre. De même un *E. kleini* jeune de 42,2 mm (fig. 55) en présente cinq ou six ; l'adulte (fig. 75) en a au moins huit ou neuf. Chez *E. fraasi*, Kier (1957, p. 852) signale pareillement que le nombre de sphérides augmente avec la taille.

En terminant il convient de rappeler que les sphérides sont généralement considérés comme des organes d'équilibration (Hyman, 1955, p. 434).

Résumé. — La première fossette, impaire, contient deux sphérides. Elle est toujours inclinée du côté de la péristomienne unipore. Le nombre de fossettes est plus grand dans les colonnes de plaques de la deuxième série. Il varie selon les ambulacres et selon les individus. Le stade précoce de l'ontogénie comporte un seul sphéride.

XIX. — AUTRES CARACTÈRES

On ne doit pas s'attendre à retrouver chez les fossiles tous les appendices ou les caractères observables sur les Echinolampes actuellement vivants. On en a eu un exemple avec les pédicellaires. Un autre est offert par la couleur de la thèque, qui est assez variable. Mortensen (1948b, p. 267) attache de l'importance au fait que les *Echinolampas* tournent au vert en mourant, mais la couleur des thèques privées de leurs piquants

Source : MNHN, Paris

est différente. Sur un *E. rangi* décrit par CHERBONNIER (1963), récolté d'assez fraîche date, on a pu constater que la couleur générale était verte, mais que sur une partie dénudée la thèque apparaissait un peu violacée, comme sur le spécimen de l'Institut de Paléontologie du Muséum.

Des bandes de couleurs différentes existent chez certaines formes actuelles. De LORIOL (1883a, p. 44) signale que les radioles d'*E. alexandri* présentent deux anneaux foncés. Chez *E. sternopetala*, MORTENSEN (1948b, p. 267) décrit une ligne sombre pourprée, qui va de l'extrémité des pores des pétales au bord de la thèque.

Il ne semble jamais avoir été observé d'échantillons d'Echinolampes fossiles présentant avec certitude des traces de leur couleur d'origine. DAMES (1878, p. 37) pensait en avoir trouvé des restes chez des *E. subcylindrica*, provenant du Lutétien de San Giovanni Ilarione (Vicentin). Tous ses exemplaires avaient une couleur rougeâtre mate manquant aux thèques blanchies des autres Oursins les accompagnant dans le gisement. Un *E. alexandri* de la Mer Rouge (coll. Muséum, Paléont.) est précisément de couleur rougeâtre. Dans le présent travail (p. 136), on a eu l'occasion de signaler les couleurs différentes des zones d'usure des interambulacres, chez *E. florescens* et *E. sulcata*, mais il ne paraît pas s'agir de la couleur originelle de la thèque.

Parmi les organes internes des Echinides, certains ne laissent pas de traces sur la thèque ou du moins celles-ci n'ont-elles pas pu être mises en évidence. C'est ainsi qu'il n'a été fait aucune allusion aux cavités coelomiques, considérées parfois comme constituant un système des sinus, non plus qu'à l'appareil hémal ou lacunaire.

La cristallographie de la calcite des Echinides a fait l'objet d'études récentes. Deux groupes ont été distingués selon l'orientation de l'axe *c* des plaques coronales (RAUP 1959). Dans l'un il est tangentiel, dans l'autre perpendiculaire à la surface de la thèque. Les Echinolampadidés appartiennent à ce deuxième groupe (RAUP 1962). RAUP (1959) admet que l'orientation de l'axe *c* est vraisemblablement en rapport avec l'adaptation au milieu. Les Oursins à axe *c* tangentiel seraient plus aptes à présenter un phototropisme négatif que ceux à axe *c* perpendiculaire.

Résumé. — Des Echinolampes fossiles pourvus de leur couleur d'origine ne sont pas connus avec certitude. Chez les Echinolampadidés, l'axe *c* de la calcite des plaques coronales est perpendiculaire à la surface de la thèque.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS D'ENSEMBLE SUR LE GENRE ECHINOLAMPAS

I. — COMPRÉHENSION ET SUBDIVISION DU GENRE

A) HIÉRARCHIE DES CARACTÈRES SPÉCIFIQUES

Les espèces d'*Echinolampas*, comme le remarquait H. L. CLARK (1917, p. 111) à propos des formes actuelles, sont très difficiles à distinguer les unes des autres. Comme chez tous les Oursins, un grand nombre de caractères peut être pris en considération. Malheureusement ils sont tous plus ou moins variables. Même s'ils ne subissent aucune transformation depuis la précoce ontogénie, comme c'est le cas pour le nombre de paires de pores de différence qui existe entre les zones porifères d'un pétale, il reste une variabilité liée sans doute à la constitution génétique. H. L. CLARK (1917, p. 112), suivi par NISIYAMA (1935), a essayé d'établir une hiérarchie des caractères utilisables pour la reconnaissance des espèces (actuelles). Le plus important serait la longueur relative des diverses zones porifères, puis viendrait la forme générale de la thèque ; cependant la tuberculation fournirait un critère plus constant et plus sûr. Enfin la distance séparant les paires de pores les unes des autres dans une zone porifère et la distance entre les deux pores d'une paire seraient à prendre en considération.

Plus récemment, MORTENSEN (1948b, p. 275) à son tour donne une clef dichotomique des espèces actuelles. D'après la hiérarchie des caractères qui y interviennent, on peut se faire une idée de leur valeur respective. Ces caractères sont surtout ceux des pétales (largeur relative, longueur par rapport à la distance apex-bord de la thèque, différence de longueur entre les zones porifères) et ceux des tubercules (fréquence et densité dans la zone interporifère des pétales, nombre par série transverse en cet endroit ; taille des tubercules). Contrairement à H. L. CLARK, une grande importance est donnée aux caractères des pédicellaires. La grandeur de la thèque, sa morphologie générale, la forme du péristome, le développement des phyllodes, sont également pris en considération.

Parmi les caractères invoqués par H. L. CLARK et MORTENSEN, ceux des pédicellaires sont évidemment inutilisables chez les fossiles. D'autres, qui possèdent une certaine valeur lorsqu'il s'agit d'un groupe d'espèces limité, apparaissent comme assez secondaires lorsqu'on embrasse les Echinolampes dans leur ensemble. Il en est ainsi pour la distance entre les deux pores dans une paire de pores ou la forme du péristome, qui est variable au cours de l'ontogénie.

Source : MNHN, Paris

Les auteurs cités attachent une importance relativement faible à la morphologie générale de la thèque. Bien qu'elle soit parfois assez variable, elle reste un des caractères les plus utilisés. Il faut lui adjoindre la position de l'apex. Dans le genre *Echinocorys*, KONGIEL (1949, p. 10) admet à la suite d'une étude biométrique que « dans la caractéristique des espèces le contour général du test constitue le caractère distinctif le plus important ». SMISER (1935, p. 6) professait une opinion analogue. Chez *Echinolampas*, MORTENSEN met sur le même plan que la forme la grandeur de la thèque, qui intervient évidemment.

En second lieu il faut considérer les pétales : longueur, largeur, forme, différence de longueur entre les zones porifères d'un pétale, caractère des zygopores. Le mode de vestiture, avec la nature des éléments de vestiture (tubercules, épistroma), leur taille, leur fréquence (nombre de tubercules par série transverse dans la zone interporifère des pétales) et leur densité, vient ensuite. Enfin la structure des phyllodes (nombre de colonnes de pores, nombre de triades par demi-ambulacre), le nombre de sphérides, la disposition du périprocte, seront à examiner.

A certains de ces caractères, ainsi qu'à d'autres, on a voulu attribuer une valeur générique. Il en est ainsi de la forme arrondie des pores et de leur non conjugaison, qui ont donné lieu à la création de *Progonolampas* Bittner (1892, p. 357), dont MORTENSEN (1948b, p. 274) a fait justice. Il importe de discuter plus longuement certains autres cas.

B) EXAMEN CRITIQUE DES DIVERS GENRES RÉUNIS A *ECHINOLAMPAS*

Aplolampas Lambert 1906.

LAMBERT 1906a, p. 32, note 1.
LAMBERT 1918a, p. 37.
LAMBERT 1924 (*in* LAMBERT et THIÉRY 1909-1925), p. 387.
MORTENSEN 1948b, p. 310.
KIER 1962, p. 108.

A l'origine ce genre avait été créé incidemment par Lambert pour *E. montevialensis* Schauroth. Puis cet auteur lui a attribué comme type *Aplolampas lonigensis* Lambert 1918 (p. 37, note 2), créé pour *E. montevialensis* Dames (non Schauroth). Il semble d'ailleurs que ce soit ce dernier que LAMBERT avait envisagé dès 1906, l'espèce telle que l'avait décrite et figurée von SCHAUROTH (1865, p. 191, pl. 11, fig. 1) étant très insuffisamment connue.

En 1924 LAMBERT (*in* LAMBERT et THIÉRY 1909-1925, p. 387) indique la référence à la figure et à l'ouvrage de DAMES (1878). Malheureusement il ne connaissait pas le spécimen figuré autrement que par la figure et n'avait pas lu avec soin la description, puisqu'il lui attribue en 1906 de « faibles bourrelets sans trace de phyllodes », en 1918 des « pétales très étroits » et en 1924 des « pores arrondis, en branches égales ». En effet DAMES écrit que le péristome est entouré d'un floscelle distinct et que les zones porifères antérieures des pétales latéraux sont un peu

Source : MNHN, Paris

plus courtes que les postérieures. Oppenheim (1898, p. 164, note 1), qui avait vu l'original, disait que la figure ne lui correspond pas exactement, et notamment que les pétales sont trop rectilignes et pas assez larges. Dans ces conditions, sans qu'il soit besoin de discuter de l'identité de l'*E. montevialensis* de Dames avec celui de von Schauroth (1865), il ne reste rien du prétendu genre *Aplolampas*, qui doit être rayé de la nomenclature.

Conolampas A. Agassiz 1883, p. 43.

Type : *C. sigsbei* A. Agassiz 1878 (*Conoclypus*).

Il n'est pas question ici de reprendre l'historique de ce taxon, qui a été bien compris par les derniers auteurs qui s'en sont occupé, à savoir Mortensen (1948b) et Kier (1962). Le premier d'entre eux, à propos des affinités d'*Hypsoclypus*, note que la ressemblance d'*H. oranensis* avec *Conolampas* est certainement frappante (pl. XI, fig. 1-3). Pomel (1887, p. 169) remarquait déjà que l'espèce « forme un type à part dans le genre. »

De fait, cette espèce se différencie des *Hypsoclypus* au sens strict par sa taille, sa forme générale, par l'étroitesse de ses pétales, par la différence de longueur entre les zones porifères de ceux-ci. L'ensemble de ces caractères lui donne une physionomie d'une part bien différente de celle du type d'*Hypsoclypus, H. semiglobus*, d'autre part très proche de *C. sigsbei*. Dès lors on est conduit à examiner s'il ne serait pas mieux à sa place dans ce dernier genre. A défaut du type décrit et figuré par Pomel (1887), on a disposé d'un spécimen provenant du Tortonien (?) du Maroc septentrional (coll. Serv. géol. Maroc), dont l'identité ne saurait laisser aucun doute. Il s'accorde bien avec les caractères du genre *Conolampas*, notamment en ce qu'il présente des bosses variciformes à la face apicale.

Quant à la valeur de *Conolampas* en tant que genre, au même titre que *Echinolampas*, elle semble difficile à admettre. A. Agassiz (1883, p. 50) insistait sur l'existence d'une ceinture pérignathique chez *C. sigsbei*, puis plus tard (1904, p. 117) sur la structure particulière des plaques encadrant le péristome. Mais on a vu dans ce qui précède (p. 124 et p. 128) que ces caractères existent aussi chez des *Echinolampas s. str.* Il en est de même pour l'épistroma que Mortensen (1948b, p. 265) signalait seulement chez *Conolampas* et *Planilampas*. Kier (1962, p. 118) envisage la possibilité du rattachement du premier à *Echinolampas*. Il ne trouve comme différence entre eux que les zones porifères des pétales plus étroites et plus droites chez *Conolampas*. En conclusion on peut conserver *Conolampas* seulement à titre de sous-genre d'*Echinolampas*.

Planilampas Mortensen 1949, p. 2

Type : *P. sternopetala* A. Agassiz et H. L. Clark 1907 *(Echinolampas)*

Selon son auteur ce genre diffère principalement d'*Echinolampas s. str.* par l'extrême inégalité des zones porifères de ses pétales et par sa forme générale, notamment sa face orale plane. En réalité, comme on l'a vu plus haut (p. 30), et comme cela a été constaté chez *E. sternope-*

Source : MNHN, Paris

tala (H. L. Clark 1917, p. 115), il y a une certaine variabilité dans la différence de longueur entre les zones porifères d'un pétale. Chez certains *Echinolampas* elle est parfois aussi grande. Il en est ainsi par exemple chez *E. deshayesi*. D'où l'idée de rattacher cette espèce au genre *Planilampas*. En effet certains individus sont assez proches de *P. sternopetala* par leur forme générale, bien que leur face orale ne paraisse pas extraordinairement plane, et ils comportent de l'épistroma à la face apicale, comme c'est le cas chez *Planilampas* (voir p. 168). *E. deshayesi* pourrait donc prendre place dans ce genre.

Cependant les caractères sur lesquels repose celui-ci semblent insuffisants pour le légitimer. La forme générale de la thèque, qui se retrouve chez des *Echinolampas s. str.*, de même que la différence de longueur entre les zones porifères, sont trop variables chez les Echinolampes pour être prises en considération. Quant à l'épistroma, il s'en trouve chez *Echinolampas s. str.* Récemment Kier (1962, p. 106 et 113) considère *Planilampas* comme un simple synonyme de ce dernier.

C) CAS D'*HYPSOCLYPUS*

Hypsoclypus Pomel 1869

Pomel 1869, p. xxv.
Pomel 1883, p. 63.
Pomel 1887, p. 162
Cotteau 1891 (1889-1894), p. 194.
Gauthier 1891 (paru 1892-1893), p. 809.
Cotteau 1895, p. 30.
Lambert 1906a, p. 30-33.
Lambert 1907, p. 52-54.
Stefanini 1907, (paru 1908), p. 344.
Lambert et Thiéry 1909-1925 (1921), p. 375.
Vadasz 1915, p. 122.
Lambert 1931b, p. 215.
Mortensen 1948b, p. 315.
Szörényi 1953, p. 76-78.
Kier 1962, p. 111.

Synonymes : *Heteroclypeus* Cotteau 1891 (1889-1894), p. 194 ; *Scutolampas* Lambert 1906a, p. 33 ; *Hypsoheteroclypus* Szörényi 1953, p. 76.

Le genre *Hypsoclypus* a donné lieu aux plus grandes discussions, d'où est résultée la plus grande confusion, par suite de la non-désignation, à l'origine, de l'espèce qui en est le type. Un abrégé de l'historique est donné ci-dessous.

Pomel 1869. — *Hypsoclypus* comprend *Conoclypus semiglobus, C. lucae, C. latus, C. doma, C. oranensis* (à cette date *C. semiglobus* est le seul qui ait été figuré).

Pomel 1883. — *Hypsoclypus* comprend *H. semiglobus, H. plagiosomus, H. oligocenus*, etc., *Conoclypus sigsbei*.

Source : MNHN, Paris

Pomel 1887. — L'auteur fait des réserves sur l'appartenance au genre de *C. semiglobus* ; il décrit et figure *H. doma, H. latus, H. oranensis.*

Cotteau 1891. — L'auteur crée *Heteroclypeus* dont le type est *H. semiglobus. Hypsoclypus* est considéré comme un sous-genre d'*Echinolampas,* auquel il est réuni.

Gauthier 1892-1893. — L'auteur supprime le genre *Heteroclypeus,* parce que *H. semiglobus* est dépourvu d'appareil masticateur selon Munier-Chalmas.

Cotteau 1895. — L'auteur maintient *Heteroclypeus,* en arguant que *Hypsoclypus* comprend des espèces (*H. latus, H. doma*) bien plus voisines des vrais *Echinolampas* que *H. semiglobus.*

Lambert 1906. — L'auteur se fonde principalement sur les caractères des phyllodes. Les *H. semiglobus, H. latus* et *H. doma* appartiennent au même genre. *H. semiglobus* « était le type originaire » d'*Hypsoclypus,* dont *Heteroclypeus* est un synonyme. *C. plogiosomus* est rapproché des *Echinolampas,* dont il constitue le type d'une section (*Scutolampas*).

Lambert 1907. — L'auteur au contraire se fonde principalement sur les caractères des pores des pétales. *H. plagiosomus,* dont *C. lucae* est un synonyme, devient le type d'*Hypsoclypus. Heteroclypeus* est restauré avec comme type *H. semiglobus.*

Stefanini 1907 (paru 1908). — *H. semiglobus* est le vrai type d'*Hypsoclypus,* dont *Heteroclypeus* est un synonyme. L'auteur considère les espèces de ce groupe, qualifiées de conoclypéiformes, comme des *Echinolampas.*

Vadasz 1915. — *H. doma* est le type d'*Hypsoclypus, H. semiglobus* celui d'*Heteroclypeus* ; *H. plagiosomus* devient un *Heteroclypeus.*

Mortensen 1948b. — *Heteroclypeus* est réuni à *Hypsoclypus,* dont le type reste *H. plagiosomus.*

Szörényi 1953. — *Hypsoheteroclypus* (= *Hypsoclypus* + *Heteroclypeus*) est créé ; type : *H. doma.*

Kier 1962. — Le type d'*Hypsoclypus* est *C. lucae. Hypsoclypus* est réuni à *Echinolampas.*

On voit que *Conoclypus semiglobus* (Lamarck), *Conoclypus lucae* Desor *in* Agassiz et Desor, *Conoclypus plagiosomus* Agassiz, *Hypsoclypus doma* Pomel, cités par Pomel en 1869 ou en 1883 ont été considérés alternativement comme représentant le type du genre *Hypsoclypus.* La question a été compliquée par la création du genre *Heteroclypeus* par Cotteau (1891). Comme actuellement la plupart des auteurs (Mortensen, Szörényi, Kier) semblent d'accord pour reconnaître qu'il tombe en synonymie avec *Hypsoclypus,* on ne reviendra pas là-dessus (voir p. 126).

Lambert, le premier (1907), a retracé l'historique de la question, tout en en tirant une conclusion erronée, à savoir que *C. plagiosomus* est le type d'*Hypsoclypus.* Cette opinion a été suivie par un certain nombre d'auteurs, notamment Mortensen (1948). Cependant pour Vadasz (1915) le type d'*Hypsoclypus* est *H. doma.* Szörényi (1953), qui fait un louable effort de clarification, propose le nom nouveau *Hypsoheteroclypus,* qui résulte de la fusion *Hypsoclypus-Heteroclypeus* et dont le type est aussi *H. doma.*

Source : MNHN, Paris

Plus récemment KIER (1962, p. 112) a soutenu que le type était *C. lucae*. Cependant dès 1908 (p. 349) STEFANINI considérait *C. semiglobus* comme le type d'*Hypsoclypus* en se fondant sur le premier ouvrage de POMEL (1869). Bien que son argument n'ait qu'une valeur relative, il s'avère qu'il a eu raison.

En effet en 1906 (p. 31-32), LAMBERT indiquait sans ambiguïté qu'il en était ainsi par la proposition suivante : « *Heteroclypeus subpentagonalis* Grégory serait, au contraire, un véritable *Hypsoclypus* et, avec ses zones porifères moins étroites, il vient démontrer l'impossibilité de distraire *Hypsoclypus semiglobus* du genre dont il a été d'ailleurs le type originaire ». LAMBERT désignait par là-même *H. semiglobus* comme étant le type d'*Hypsoclypus*, aucune autre espèce ne l'ayant été précédemment. En accord avec l'article 69 du Code de Nomenclature zoologique (STOLL, DOLLFUS, FOREST, ..., 1961, p. 68), on doit donc considérer *C. semiglobus* comme le type d'*Hypsoclypus*.

L'espèce-type, à la date de la création du genre, était la mieux connue des espèces citées par POMEL comme en faisant partie. Elle avait été figurée dès 1836 par GRATELOUP (pl. 2, fig. 4a-b), alors qu'aucune autre ne l'était. *C. plagiosomus* ne le sera qu'en 1907, par STEFANINI (le *C. plagiosomus* de LAUBE 1871 n'appartenant pas à l'espèce); *C. lucae* en 1913 par LAMBERT, *H. doma* en 1887 par POMEL.

On verra que cette désignation ne change pas sensiblement l'acception du genre, mais elle a l'avantage de mieux individualiser celui-ci. Dès lors il sera plus facile d'en discuter la validité. On donne d'abord la synonymie d'*H. semiglobus*, en la limitant aux ouvrages essentiels.

Hypsoclypus semiglobus (Lamarck) (fig. 96)

Galerites semiglobus LAMARCK 1816, p. 22 (n° 12).
Galerites semiglobus Lam. GRATELOUP 1836, p. 53, pl. 2, fig. 4a-4b.
Echinolampas semiglobus Nob. DESMOULINS 1837, p. 344.
Conoclypus semiglobus Ag. AGASSIZ 1840, p. 5 (moule 33b).
Hypsoclypus semiglobus POMEL 1869, p. XXV.
Hypsoclypus semiglobus POMEL 1883, p. 63
Heteroclypeus semiglobus Cotteau (Lamarck) de LORIOL 1896, p. 36.
Heteroclypeus semiglobus (Link) Cotteau AIRAGHI 1906, p. 214, fig. texte 1-2.
Heteroclypeus semiglobus (Lamarck) Cotteau VEIGA FERREIRA 1961, p. 549, pl. 9, fig. 57, pl. 16, fig. 72-73.

Cette espèce est très anciennement connue, puisqu'elle a été figurée dès 1836 d'après un spécimen des faluns des environs de Dax, encore que insuffisamment, le profil n'étant pas représenté. Cependant grâce au moule de Neuchâtel n° 1a 33 b, exécuté d'après un exemplaire des Landes (LAMBERT et JEANNET 1928, p. 120), elle sera assez largement distribuée parmi les échinologues à partir de 1840. Il faut attendre 1906 pour qu'une nouvelle figure soit donnée, figure représentant un échantillon de Sardaigne, réduit de moitié. VEIGA FERREIRA, plus récemment, a figuré un individu du Portugal en le réduisant aussi.

Source : MNHN, Paris

Le type de l'espèce, qui est l'exemplaire figuré par GRATELOUP, se trouve dans la collection Grateloup, au laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Bordeaux.

Il est inutile d'examiner en détail les divers caractères qui ont été invoqués par les auteurs pour différencier *Hypsoclypus* des *Echinolampas s. str.* SZÖRÉNYI (1953) a en effet donné une bonne mise au point de la question et la plupart des auteurs, malgré leurs fluctuations, ont toujours compris intuitivement ce qu'était un *Hypsoclypus* ou, selon STEFANINI (1907), un *Echinolampas* conoclypéiforme.

Les caractères d'*Hypsoclypus* sont les suivants : taille généralement grande ; face apicale très bombée ; contour subcirculaire ; zone latéro-adorale extrêmement réduite, zone basicoronale très développée, plane ; pétales très longs, droits, très largement ouverts ; zones porifères étroites, peu inégales dans un pétale ; pores conjugués égaux ou inégaux entre eux ; péristome transverse, subpentagonal ; floscelle très développé, gros bourrelets triangulaires ; phyllodes plus ou moins profondément enfoncés, peu élargis, aux pores très nombreux, disposés sur trois colonnes par demi-ambulacre (1) ; au-delà du phyllode colonne externe logée dans un sillon ambulacraire ; périprocte tout à lait infère, invisible de l'arrière ; vestiture comportant parfois des bosses vitreuses ; ceinture pérignathique développée.

Avec SZÖRÉNYI (1953) on remarque que certaines espèces d'*Echinolampas s. str.* présentent des caractères d'*Hypsaclypus* — par exemple les espèces du groupe d'*E. africana* ont des pétales très longs, rectilignes, largement ouverts — mais elles ne les présentent pas tous, *Hypsoclypus* se définissant par une combinaison de caractères. De plus, dans l'état actuel des connaissances, les *Hypsoclypus* sont limités à la période néogène.

Pour SZÖRÉNYI *Hypsoheteroclypus*, qui est un synonyme d'*Hypsoclypus*, a la valeur d'un genre indépendant. On le considère ici seulement comme un sous-genre d'*Echinolampas*. En effet il reste malgré tout très proche de ce dernier par ses caractères et certaines espèces relativement peu typiques, comme par exemple *H. plagiosomus*, peuvent représenter des formes de passage.

Pour être complet dans cette revue des genres à réunir à *Echinolampas*, il convient de mentionner *Craterolampas* Cotteau 1890 (1889-1894) et *Sphelatus* Pomel 1883, que KIER (1962) considère l'un et l'autre comme de simples synonymes d'*Echinolampas*. Il n'y a pas lieu de revenir là-dessus.

D) EXAMEN DES SECTIONS ÉTABLIES DANS LE GENRE *ECHINOLAMPAS*

On examinera ensuite *Palaeolampas* et *Macrolampas*. MORTENSEN (1948b) les considère comme des sous-genres d'*Echinolampas* et les

1. MORTENSEN (1948b, p. 316) prétend inexplicablement qu'il y a une seule série de pores par demi-ambulacre.

Source : MNHN, Paris

traite à part des autres sous-genres ou sections de LAMBERT, parce qu'ils comportent des espèces actuellement vivantes. Cependant pour LAMBERT et THIÉRY (1921 (1909-1925), p. 378) ce n'étaient pas des sous-genres et LAMBERT (1918a, p. 39) insistait déjà sur ce point.

Palaeolampas Bell 1880, p. 43
type : *P. crassa* Bell 1880

Palaeolampas a été établi essentiellement pour une forme, dans laquelle les pétales sont longs, rectilignes et largement ouverts à leur extrémité distale, les zones porifères étant presque égales entre elles dans chaque pétale. Par malheur, chez les Echinolampadidés, la prise en considération des seuls caractères des pétales est insuffisante pour légitimer un genre.

On n'est pas à même ici d'apporter des arguments nouveaux en faveur du maintien de *Palaeolampas* comme genre indépendant ou comme sous-genre. Il s'ensuit que *Palaeolampas* tombe naturellement dans la synonymie d'*Echinolampas* et c'est la solution adoptée sans discussion par KIER (1962, p. 113). On ne reviendra pas sur le détail de cette question dont MORTENSEN (1948b, p. 272 et 292) a retracé l'historique. Pour lui, malgré certaines réserves, *Palaeolampas* est un sous-genre, bien qu'il n'apporte aucun fait à l'appui de cette opinion. Il admet avec H. L. CLARK (*in* ARNOLD et CLARK 1927) qu'il vaut mieux le garder séparé d'*Echinolampas*, même si une distinction claire d'avec celui-ci n'est pas possible ! Il reconnaît aussi que la distinction d'avec *Macrolampas* est très vague.

Macrolampas Lambert 1906a, p. 33
type : *E. hemisphaerica* Lamarck 1816 (*Clypeaster*)

MORTENSEN a élevé incidemment cette section de LAMBERT au rang de sous-genre, tout en ne la considérant pas comme d'un degré supérieur à celui des autres sous-genres ou sections de Lambert. Il y a encore moins lieu de discuter ce prétendu sous-genre que le précédent. Il a été créé pour des formes aux caractères très voisins de ceux des *Palaeolampas* (pétales larges et longs, ouverts, aux zones porifères peu inégales...). KIER (1962, p. 112) le replace avec raison dans la synonymie d'*Echinolampas*.

D'après ce qui précède, on constate que les caractères subgénériques des Echinolampes sont les mêmes que leurs caractères spécifiques, à savoir principalement les caractères de la forme générale, des pétales et des phyllodes. MORTENSEN (1948b p. 272) notait de même que l'étude des Echinolampadidés récents n'a pas révélé d'autres caractères génériques que ceux tirés de la forme de la thèque et des pétales.

Il reste à envisager les nombreuses sections pratiquées dans le grand genre *Echinolampas*, notamment par LAMBERT et THIÉRY (1909-1925). MORTENSEN (1948b, p. 274), qui en avait reconnu le caractère arbitraire, a eu le tort de les assimiler à des sous-genres, ce dont LAMBERT lui-même (1918a, p. 14) s'est défendu. Il convient de donner un bref historique de ces tentatives de subdivision.

Source : MNHN, Paris

Gray (1852, p. 447) distingue deux sections selon la forme des pétales et des phyllodes.

Desor (1858, p. 301) distingue deux types : 1) les espèces allongées et cylindriques ou ovoïdes ; 2) les espèces discoïdes, plus ou moins coniques ; entre lesquels existe « une quantité de formes intermédiaires ».

Pomel (1869, p. xxv) distingue deux types d'ambulacres, mais se refuse à scinder le genre en deux.

De Loriol (1880, p. 89 (33)) réunit le genre *Palaeolampas* à *Echinolampas*.

A. Agassiz (1883, p. 47) admet, pour les formes actuelles seulement, deux sections selon la longueur relative des zones porifères des pétales, plus la section *Palaeolampas*.

Pomel (1883, p. 62) distingue les sections *Palaeolampas* (*non* Bell 1880), *Echinolampas* typique, *Miolampas*, *Plesiolampas* (*non* Duncan et Sladen 1882), *Merolampas*, *Conolampas*.

Pomel (1887, p. 127) érige *Plesiolampas* en genre indépendant, considère *Conolampas* comme un sous-genre, conserve les deux sections *Euechinolampas* et *Palaeolampas*, sans faire aucune allusion à *Miolampas* et à *Merolampas*.

Duncan (1889, p. 190) considère *Conolampas* et *Palaeolampas* comme des genres indépendants.

Cotteau (1891, p. 339 ; 1891 (1889-1894), p. 178) admet deux groupes : d'une part les *Echinolampas* proprement dits, d'autre part les *Conolampas* et *Palaeolampas*, entre lesquels existent des espèces intermédiaires.

Lambert (1906a, p. 33) distingue deux groupes selon le développement du floscelle, le premier comprenant les sections *Echinolampas* proprement dit, *Miolampas*, *Merolampas*, *Cypholampas*, *Macrolampas*, *Scutolampas*, *Isolampas* ; le second la section *Palaeolampas*.

Lambert (1913, p. 150) supprime *Scutolampas* et crée *Psammolampas*.

Lambert (1914b, p. 112) crée la section *Libyolampas*.

Lambert (1918a, p. 38) distingue trois groupes avec au total onze sections ou sous-sections : 1) les lampadiformes, comprenant *Echinolampas* type, *Macrolampas* et *Isolampas* ; 2) les oviformes, comprenant *Miolampas* avec les sous-sections *Merolampas* et *Cylindrolampas*, *Oeidolampas* avec les sous-sections *Polilolampas* et *Cypholampas*, *Psammolampas* ; 3) les subhémisphériques : *Palaeolampas*.

Lambert et Thiéry 1921 (1909-1925, p. 378) conservent trois groupes comportant en tout huit sections : 1) les lampadiformes, comprenant *Echinolampas*, *Macrolampas*, *Isolampas*, *Psammolampas* ; 2) les oviformes, comprenant *Miolampas*, *Cylindrolampas* et *Cypholampas* ; 3) les subhémisphériques ou *Palaeolampas* (*Libyolampas* synonyme).

Mortensen (1948b, p. 272) considère avec réserve *Palaeolampas* et *Macrolampas* comme des sous-genres et admet les sous-genres ou sections suivants : *Echinolampas* (*Miolampas* synonyme), *Isolampas*, *Cypholampas*, *Psammolampas* et *Cylindrolampas*.

Kier (1957, p. 848) présente une critique pertinente des sections de Lambert.

Kier (1962, p. 106-107) considère toutes les sections admises par Lambert et Thiéry (1909-1925) comme des synonymes d'*Echinolampas*.

Source : MNHN, Paris

Comme on le voit, il y a plus d'un siècle qu'on s'est préoccupé des coupures à pratiquer dans le genre *Echinolampas*. Deux auteurs, POMEL et surtout LAMBERT, ont poussé le sectionnement à l'extrême et tous deux ont varié passablement dans leurs opinions. Les caractères invoqués, comme on le notait déjà à propos des coupures d'un degré plus élevé (sous-genre), sont du même ordre que les caractères spécifiques : égalité ou inégalité des zones porifères des pétales, qui a frappé très tôt les observateurs, forme générale de la thèque, floscelle et notamment phyllodes, tuberculation. De tous les efforts tentés par les auteurs il reste peu de chose.

Chaque observateur est à peu près d'accord pour reconnaître les affinités qui existent entre certaines espèces proches parentes : ainsi entre *E. goujoni*, *E. crameri* et les espèces du Sénégal, qui rentrent dans la section *Isolampas* ; ou bien entre les formes du groupe d'*E. ellipsoidalis* (ROMAN 1954, p. 691), qui sont principalement des *Cylindrolampas* de LAMBERT. Mais dès que ces groupements d'espèces s'élargissent, ils deviennent contestables et perdent toute signification. Limités aux formes affines entre elles, ils représentent plutôt de grandes espèces, comme il en a été envisagé par certains auteurs (KALABIS 1949, PINAR 1952) dans le genre *Clypeaster*, que des sous-genres ou des sections bien définies. Il ne convient donc pas de les désigner par des noms particuliers (1). Ils doivent nécessairement être très nombreux en raison de la forte variabilité du genre *Echinolampas*. Comme exemples on peut citer le groupe d'*E. ellipsoidalis*, avec *E. subcylindrica*, *E. colleaui* ; celui d'*E. goujoni*, avec *E. crameri*, *E. anceps*... ; celui d'*E. hemisphaerica*, avec *E. hoffmanni*, *E. rangi*,... ; celui d'*E. africana*, avec *E. fraasi*, *E. alta*...

Ces groupes d'espèces constituent par principe des ensembles naturels. Ils peuvent embrasser soit des formes d'un même niveau stratigraphique (groupe d'*E. ellipsoidalis*), soit plus souvent des formes échelonnées dans le temps (groupe d'*E. hemisphaerica*), soit encore des unes et des autres mêlées. Dans les deux derniers cas il existe entre elles des relations phylétiques. La question se trouve ainsi posée, de savoir si le genre *Echinolampas* comprend plusieurs lignées, s'il est polyphylétique.

E) LE GENRE *ECHINOLAMPAS* EST-IL POLYPHYLÉTIQUE ?

Au cours du présent travail, il est arrivé qu'on envisage une telle hypothèse. Avant de l'examiner il convient d'exposer l'opinion des différents auteurs à ce sujet. Il semble qu'on se soit assez peu préoccupé de la question jusqu'à une date relativement récente. En effet FOURTAU (1909, p. 115), le premier, faisant allusion au « peu d'homogénéité du genre *Echinolampas* », écrit que « les différentes sections proposées par

(1) Dans la liste des espèces d'*Echinolampas*, on a conservé, en les amendant plus ou moins, les sections de LAMBERT et THIÉRY (1909-1925), en raison de l'indication vague qu'elles fournissent et aussi comme référence à l'important ouvrage de ces auteurs.

Source : MNHN, Paris

M. Lambert paraissent descendre de genres bien différents ». Cependant Lambert (1910, p. 225), analysant le mémoire de Fourtau, dit de ses sections qu'il ne leur croyait pas une telle valeur, et la remarque de Fourtau n'est suivie d'aucune étude de ce problème. Pourtant la recherche des relations phylétiques entre espèces donnait lieu à quelques travaux.

Dès 1906 Lambert (a, p. 36) avait envisagé une lignée évolutive qui, partant d'*E. cassinellensis*, du Stampien, aboutirait, par l'intermédiaire d'*E. savini*, du Burdigalien, à *E. dumasi*, de l'Helvétien. Cette filiation a été examinée récemment (Roman 1958, p. 256). Stefanini (1911, p. 14), un peu plus tard, examine la phylogénie de quelques espèces d'*Echinolampas*. Tout en se défendant de proposer autre chose qu'un schéma général, hypothétique dans le détail, il donne un tableau assez précis, comportant plusieurs lignées. Chacune d'entre elles s'enracine à l'Eocène et comporte des représentants à la fois dans le bassin atlantique et dans le bassin méditerranéen, ainsi que dans un cas dans celui de l'Océan Indien.

Bien que ne concernant qu'un petit nombre d'espèces (vingt-six), cette construction offre beaucoup de points contestables. Lambert (1906a, p. 36 ; 1912-1927, p. 172) s'accorde partiellement avec elle sur les filiations *E. cassinellensis* — *E. savini* et *E. kleini* — *E. hoffmanni*. Mais dans l'ensemble on retrouve les difficultés rencontrées dans l'établissement de sections à l'intérieur du genre *Echinolampas*, et le schéma proposé s'accorde assez mal avec la réalité. Certaines espèces très voisines sont séparées (*E. florescens* et *E. sulcata* ; *E. hellei* (= *E. rangi*) et *E. blanchardi* (= *E. rangi*)) ; d'autres éloignées sont rapprochées (*E. oranensis* (*Conolampas*), *E. plagiosoma* (*Hypsoclypus*) et *E. semiorbis*). De plus l'auteur n'a pas énuméré les caractères pris en considération, qui devraient refléter les tendances évolutives sous-jacentes à une telle phylogénie.

Il est curieux de constater que ce sont les auteurs les plus opposés au démembrement du genre *Echinolampas*, Fourtau et Stefanini, qui ont surtout proposé d'y distinguer des lignées. On doit cependant noter avec Tintant (1963, p. 31) qu'il ne faut pas confondre taxinomie et phylogénie.

Ceci posé, il semble difficile de nier qu'il y ait diverses lignées parmi les *Echinolampas*. Tout au long de l'exposé détaillé des divers caractères de ce genre, on a fait allusion à des degrés d'évolution différents pour des espèces contemporaines, On est donc amené à placer celles-ci sur des lignées distinctes.

Quelles sont alors les tendances évolutives générales qui entrent en jeu ? On les a énumérées précédemment au cours du présent travail. Elles concernent principalement les ambulacres. Les pétales tendent à se raccourcir, notamment le pétale impair et les zones porifères internes des pétales pairs, d'où l'apparition de pétales aux zones porifères très inégales. Corrélativement la région intermédiaire des ambulacres augmente d'importance. Chez les Cassiduloïdes, Kier (1962, p. 15) note de la même façon un accroissement relatif de la partie de la thèque située sous les pétales. La trisociation des plaques des pétales tend à disparaître. Les phyllodes se compliquent progressivement par augmentation du

Source : MNHN, Paris

nombre de colonnes de pores et du nombre de triades. Les péripodes des pores phyllodéens, particulièrement ceux des pores buccaux, se réduisent, ainsi que le rebord péristomal.

Il semble que ces directions d'évolution correspondent à des tendances fondamentales sinon de tous les Echinides, tout au moins des Echinides Irréguliers : ainsi la tendance à l'augmentation de la surface d'échanges respiratoires et la tendance à une vie enfouie par suite du phototropisme négatif.

Inversement certains caractères ne paraissent donner que peu de prise à l'évolution. Ils résulteraient seulement d'ajustements anatomiques sans offrir d'avantage direct à l'animal. Ce sont les caractères morphologiques définis par Devriès (1960a, p. 90). Comme exemples, on peut citer l'apophyse apicale et la disposition des organes internes (tube digestif, appareil génital). On doit rappeler à ce propos avec Termier et Termier (1953, p. 594) que « malgré l'interdépendance presque totale du squelette et des organes chez les Echinodermes,... presque chacune des parties d'un Echinoderme est en effet susceptible d'évoluer d'une manière qui lui est propre... »

Les lignées envisagées ci-dessus dérivent-elles de genres différents, comme le supposait un peu légèrement Fourtau (1909) à propos des sections de Lambert ? La question n'a jamais été étudiée très sérieusement, mais dans la forme où l'énonçait Fourtau elle ne semble susceptible que d'une réponse négative. En effet, en adoptant les vues de cet auteur, on serait amené à faire dériver de genres éloignés systématiquement (*Conoclypus*, *Gitolampas*) des espèces (*E. africana*, *E. goujoni*) qui, indéniablement, rentrent dans un genre unique, homogène malgré sa variabilité. On verra cependant Mortensen (1948b, p. 269) proposer *Clypeolampas*, du Sénonien, comme ancêtre de la section *Cylindrolampas* (cette question sera reprise, au niveau du genre, au chapitre suivant).

Résumé. — Chez les Echinolampes, la hiérarchie des caractères spécifiques est la suivante : 1° forme générale et position de l'apex, grandeur de la thèque ; 2° pétales : dimensions, différence de longueur entre leurs zones porifères, caractères des zygopores ; 3° mode de vestiture : nombre de tubercules par série transverse dans la zone interporifère des pétales ; 4° structure des phyllodes, nombre de sphérides, disposition du périproctc.

Le genre *Aplolampos* Lambert 1906 doit être rayé de la nomenclature. *Conolampas* A. Agassiz 1883, auquel on rattache pour la première fois l'*Hypsoclypus oranensis* de Pomel, est considéré comme un sous-genre d'*Echinolampas*. *Plonilampas* Mortensen 1948, où pourrait prendre place *E. deshayesi*, est un synonyme d'*Echinolampas*. On établit que l'espèce-type d'*Hypsoclypus* est *H. semiglobus* et non *H. lueae*, *H. plagiosomus* ou *H. doma*. On définit les caractères d'*Hypsoclypas* par rapport à ceux d'*Echinolampas s. str.*, dont il constitue un sous-genre.

Palaeolampas et *Macrolampas*, admis comme sous-genres par Mortensen, sont des synonymes d'*Echinolampas*. Quant aux autres nombreuses sections de Lambert, établies dans le genre d'après des caractères d'ordre spécifique, elles n'ont pas de valeur taxinomique. Dans leur principe, elles semblent correspondre à de grandes espèces.

Les rares essais de phylogénie tentés à l'intérieur du genre sont plus ou moins critiquables. On admet l'existence de lignées distinctes. Des tendances évolutives générales sont dégagées : raccourcissement des pétales, complication des phyllodes, etc.

Source : MNHN, Paris

II. — TAXINOMIE ET PHYLOGÉNIE

A la lumière de ce qui précède on peut chercher à définir le genre *Echinolampas*, à examiner ses rapports avec les genres voisins et à le replacer dans le cadre général de la classification des Echinides.

A) LE GENRE *ECHINOLAMPAS*

Echinolampas Gray 1825.

Type : *E. ovata* Leske 1778, p 191, pl. XX, fig. c-d (*Echinanthus.*)
Echinolampas Gray 1825, p. 429.
Echinolampas Gray Desor 1858, p. 300.
Echinolampas Gray Pomel 1883, p. 62.
Echinolampas J. E. Gray Nisiyama 1935, p. 145.
Echinolampas Gray Mortensen 1948b, p. 270.
Echinolampas Gray Kier 1957, p. 848.
Echinolampas Gray Cooke 1959, p. 55.
Echinolampas Gray Kier 1962, p. 106.

Synonymes : *Aplolampas, Cralerolampas, Cylindrolampas, Cypholampas, Euechinolampas, Isolampas, Libyolampas, Macrolampas, Merolampas, Miolampas, Oeidolampas, Palaeolampas, Planilampas, Politolampas, Progonolampas, Psammolampas, Sphelatus.*

Sous-genres : *Hypsoclypus* (synonymies : *Heteroclypeus, Hypsoheteroclypus, Scutolampas*) ; *Conolampas.*

Il serait fastidieux de reproduire la liste des références bibliographiques constituant la synonymie complète du genre *Echinolampas.* Celle-ci est donnée par Mortensen (1948b). On se borne donc à indiquer des références récentes ou particulièrement significatives.

Il convient de préciser d'abord le genre grammatical d'*Echinolampas*, car il a varié selon les auteurs. Sans remonter plus loin que Lambert (1906a, p. 33, note 1), on constate que la question était posée, ce dernier soutenant que le terme est du masculin comme *Echinus.* D'autres le considèrent comme du féminin, notamment des Anglo-Saxons, par exemple Duncan et Sladen (1882-1886) et plus tard Mortensen (1948b, p. 280). On trouve même souvent l'espèce si connue, du Lutétien du Bassin de Paris, désignée comme *E. calvimontanum* (par exemple *in* Bernard 1895, p. 295). Quoi qu'il en soit, l'étymologie d'*Echinolampas* admise par Lambert (1906a) est correcte : ce nom se compose de deux mots latins, *Echinus, i,* masculin, oursin ; et *lampas, adis,* féminin, lampe. Mais le nom composé doit prendre le genre du mot par lequel il finit, soit ici le féminin, conformément aux règles de nomenclature (Stoll, Dollfus, Forest... 1961, article 30, p. 30). Malgré cela, dans le présent travail, on a continué, conformément à un usage ancien (voir

Source : MNHN, Paris

par exemple Desmoulins (1835, p. 43)), à considérer *Echinolampas* ou son équivalent français Echinolampe comme du masculin, lorsqu'on employait ce mot dans une phrase.

Aujourd'hui le terme d'*Echinolampas* correspond à un genre bien délimité, malgré son extension, et il ne subsiste plus d'ambiguïté sur la catégorie d'Oursins qu'il représente. Cependant il n'en a pas toujours été ainsi. On ne peut donc pas se dispenser d'esquisser l'histoire de la manière dont ce genre a été compris depuis sa création par Gray en 1825. Cet historique a été plus d'une fois exposé par les auteurs qui se sont occupé de la question, notamment par Desor (1858, p. 291 et 301), puis plus récemment par Lambert (1905a p. 14, 1914a, p. 21) et en reproduire les détails serait oiseux. On en retiendra les principaux points.

Le type de l'espèce est parfaitement bien défini et bien connu, mais les opinions diffèrent sur le nom à lui attribuer : est-ce *E. ovata* Leske 1778 (*Echinanthus*) ou *E. oviformis* Gmelin 1788 (*Echinus*) ? Beaucoup d'auteurs, notamment à la suite de Döderlein (1906, p. 240), s'accordent pour reconnaître que l'un et l'autre sont synonymes, le premier ayant la priorité. D'autres au contraire considèrent que l'*Echinanthus ovatus* de Leske ne se rapporte pas avec certitude à l'espèce désignée plus tard sous le nom d'*Echinolampas ovata* et adoptent comme type *E. oviformis*. C'est notamment la thèse encore soutenue récemment par Kier (1962, p. 106 et 227).

Il semble que ce soit Pomel (1883, p. 62) qui ait le premier désigné *E. oviformis* comme étant le type d'*Echinolampas*. Nisiyama (1935, p. 146) a soutenu qu'*E. oviformis* est le type d'*Echinolampas*, par monotypie à l'époque de la création du genre, ce qui n'est pas entièrement exact, mais aboutit au même résultat.

Le genre *Echinolampas* a été créé par démembrement du genre *Echinanthus* Breynius 1732, nom qui est prélinnéen, puisque la dixième édition du « Systema Naturae » de Linné, prise comme point de départ de la nomenclature zoologique, date de janvier 1758 (Stoll, Dollfus, Forest, ..., 1961, p. 4). Cependant *Echinanthus* a été repris par Leske (1778, p. 185). Ce terme, comme c'était bien souvent le cas chez les anciens auteurs, englobait plusieurs types différents, qui se sont avérés appartenir à des genres distincts (*Clypeaster, Echinanthus s. str., Pygurus*). Selon la manière dont on l'a interprété, il en est résulté des acceptions opposées pour ceux-ci. C'est ainsi que d'Orbigny (1853-1855, p. 292) a voulu réserver le nom d'*Echinanthus* aux *Echinolampas* de Gray, supprimant ainsi ce dernier genre. Gauthier (1891 (paru 1892-1893), p. 810), analysant un ouvrage de Gregory (1891), aboutit à la même conclusion. Inversement Deson (1858, p. 291 et 301), puis plus tard Lambert (1914a, p. 21) maintiennent *Echinolampas*. Récemment Kier (1962, p. 226), en contradiction avec Mortensen (1948b, p. 242 et 280), adopte une position moyenne. Il considère *Echinanthus ovatus* comme le type d'un genre *Echinanthus* monotypique, différent de celui qu'avait admis Desor, et conserve *Echinolampas*.

Il n'y a pas lieu d'entrer à ce sujet dans de nouvelles discussions, qui seraient hors de propos ici. Comme l'écrivait avec bon sens Gauthier (1891 (1892-1893), p. 810) « il y a là une belle et riche source de confusions, et il eût peut-être mieux valu laisser dormir la question ».

Source : MNHN, Paris

B) RAPPORTS D'*ECHINOLAMPAS* AVEC LES GENRES VOISINS

Avant de proposer une diagnose du genre *Echinolampas*, il convient d'examiner ses rapports avec les genres voisins ou avec ceux avec lesquels il a été confondu, ce qui par là-même conduit à étudier sa place dans la famille *Echinolampadidae* Gray 1851. Cependant on ne discutera qu'incidemment cette dernière famille, car cela sortirait du cadre du présent travail. Au surplus les auteurs modernes (Lambert et Thiéry 1909-1925, p. 361 et 376, corrigés par Lambert 1931a ; Mortensen 1948b, p. 263 ; Kier 1962, p. 99) s'accordent à peu près sur l'extension à lui accorder, encore que pour les premiers d'entre eux, elle soit beaucoup plus vaste : leur tribu *Plesiolampinae* équivalait presque à la famille *Echinolampadidae* de Mortensen ou de Kier. C'est dans le sens où l'entendent ces derniers auteurs qu'elle est envisagée ici. On donne un tableau qui résume en gros les diverses classifications (tableau XVIII).

TABLEAU XVIII

Lambert et Thiéry 1909-1925 Lambert 1931a	Mortensen 1948 b	Kier 1962
Plesiolampas	*Plesiolampas*	*Plesiolampas*
Craterolampas	*Craterolampas*	
Aplolampas	*Aplolampas*	
Echinolampas	*Echinolampas*	*Echinolampas*
	Planilampas	
	Hypsoclypus	
	Conolampas	*Conolampas*
		Arnaudaster
		Parapygus
	Anisopetalus	= *Rhyncholampas*
Microlampas	= Cassidulidae	(non mentionné)

On ne remontera pas à l'origine du genre pour expliquer les différences avec *Clypeaster*, *Echinanthus* ou *Pygurus*, ce qui entraînerait trop loin et qui est bien connu.

Bien que placé actuellement en dehors des *Echinolampadidae*, le genre *Clypeolampas* offre dans son aspect général certaines ressemblances avec *Echinolampas*. Selon Lambert et Thiéry (1909-1925, p. 374),

Source : MNHN, Paris

il faisait partie de la tribu *Faujasinae*, aux côtés de *Conolampas* et d'*Hypsoclypus*. Duncan (1889, p. 194, note) y voyait même un *Palaeolampas* (= *Echinolampas*). Suivant Mortensen (1948b, p. 141), il est très probable que c'est un Echinolampadidé primitif. *Vologesia*, très proche de ce genre, dont il ne possède pas au même degré les tubercules variciformes, semble encore plus voisin d'*Echinolampas*, tout au moins si on en juge d'après *V. acuta* (Desmoulins), du Maestrichtien de la Dordogne. Kier (1962, p. 187) établit pour ces deux genres la nouvelle famille *Clypeolampadidae* : ceux-ci diffèrent des *Echinolampadidae* par leurs pétales à zones porifères larges, d'égale longueur, et à zygopores fortement conjugués. Quelles que soient les relations phylétiques possibles entre ces familles, il est préférable de les tenir séparées, la distinction étant relativement aisée.

Protolampas Lambert 1918a (p. 37) ; type et seule espèce connue : *P. arnaudi* Cotteau 1891, (b p. 155, pl. 20, fig. 1-5) (*Echinolampas*) (pl. XI, fig.4-6).

Ce genre est à comparer à *Echinolampas*, parce que Cotteau voyait dans *E. arnaudi*, du Danien de Rivière (Landes), son plus ancien représentant et que Lambert l'a d'abord suivi dans cette voie. Le type de l'espèce, et seul exemplaire connu, est conservé dans la collection Arnaud (Laboratoire de Géologie de la Sorbonne).

On peut remarquer d'abord que *P. arnaudi* est impossible à confondre avec un *Echinolampas*, en raison de son périprocte ovale, allongé, et non pas transverse. Pourtant Lambert (1918, p. 37) plaçait *Protolampas* dans le troisième groupe de ses Plesiolampinés, à savoir celui où le périprocte est arrondi, au lieu de le mettre à côté de *Plesiolampas* dans le premier groupe, « à périprocte ovale, allongé ».

Malgré la description et les figures données par Cotteau, tous les caractères du genre ne sont pas connus avec certitude, en raison de l'état de conservation insuffisant du type de l'espèce. Cet auteur ne dit rien de l'apex. Mortensen (1948b, p. 260) le qualifie de compact. Il est très possible qu'il en soit ainsi, mais l'examen direct du spécimen type ne permet pas de l'affirmer.

Le même savant, à la suite de Lambert (1920, p. 13), dit que le périprocte est marginal. Il ajoute que la figure 3 de Cotteau, qui le montre inframarginal, est incorrecte. En réalité le périprocte s'ouvre au-dessous de l'ambitus, celui-ci étant placé très haut, et s'il n'est pas entièrement visible à la face inférieure, il l'est tout de même partiellement. Il est donc très exactement inframarginal.

Les longueurs relatives des zones porifères des pétales latéraux ont donné lieu aussi à des interprétations différentes. Cotteau, puis Lambert (1918), soutiennent d'abord qu'elles sont inégales, puis ce dernier les considère plus justement comme subégales.

Le péristome est qualifié de subpentagonal (Cotteau), puis de pentagonal (Lambert 1920), enfin de pentagonal arrondi (Mortensen). A la vérité la région péristomienne est mal conservée. On ne distingue à peu près bien que sa partie antérieure droite, avec les ambulacres III et IV ; le péristome apparaît vaguement arrondi et on est réduit à supputer ce qui est le plus vraisemblable.

Source : MNHN, Paris

Il ne semble pas y avoir de bourrelets, mais les interambulacres sont très usés en cet endroit. Les phyllodes sont peu développés et incomplètement visibles, mais on ne saurait dire que cette espèce en est dépourvue, comme le soutient LAMBERT (1931a, p. 296). L'état d'usure de l'infundibulum péristomal ne permet pas de reconnaître les pores buccaux.

Par ses caractères, *P. arnaudi* ne peut être autre chose qu'un *Cassiduloida* et même un *Cassidulina*, comme l'admet d'ailleurs MORTENSEN (1948b, p. 260). La proposition de LAMBERT (1931a, p. 296), de le placer dans le groupe des *Oligopygus*, et celle de DURHAM et MELVILLE (1957, p. 257), de l'associer à ce genre dans la famille *Oligopygidae*, apparaissent difficilement admissibles.

Microlampas Cotteau 1887 (a, p. 101), type et seule espèce connue : *M. conicus* Cotteau 1887 (b) (*Microsoma*).

Ce genre a subi certaines fluctuations quant à sa position systématique. Il a été placé au voisinage d'*Echinolampas* par COTTEAU et plus tard par LAMBERT et THIÉRY (1909-1925, p. 387). MORTENSEN (1948b, p. 260) en fait un Cassidulidé. DURHAM et MELVILLE (1957, p. 257) l'associent « tentatively » avec *Oligopygus* dans la famille *Oligopygidae*, qui rentre dans les Holectypoïdes. Les discussions relatives à ce genre restent malheureusement assez vaines. En effet, selon COTTEAU (1887a, p. 103), la provenance du type de l'espèce (et de son seul représentant connu) n'est pas certaine. Bien plus, il a été impossible de découvrir celui-ci dans la collection Cotteau, où il devrait se trouver ; il ne figure d'ailleurs pas au catalogue manuscrit de celle-ci. On en est donc réduit à commenter les descriptions et figures données autrefois par COTTEAU, qu'on est tenté d'interpréter selon des idées préconçues. Pour ne pas tomber dans ce travers, on s'abstient de prendre position et on renvoie aux auteurs cités.

Anisopetalus Arnold et Clark 1927, p. 44 ; type : *A. elliplicus* Arnold et Clark 1927.

Ce genre a été placé par KIER (1962, p. 183) dans la synonymie de *Rhyncholampas*, dont il diffère très peu, malgré ses pétales aux zones porifères inégales ; en effet une telle structure se rencontre aussi chez certains *Rhyncholampas*. Son périprocte est toutefois un peu plus postérieur, ce qui le rapproche d'*Echinolampas*. Des cas analogues ont été signalés plus haut (p. 134).

Plesiolampas Duncan et Sladen 1882, p. 9 ; type : *P. elongata* Duncan et Sladen 1882.

Ce genre est très voisin d'*Echinolampas* et la seule différence absolue est dans la disposition longitudinale, et non transversale, du périprocte. Elle suffit cependant à bien le caractériser et à rendre la confusion impossible.

Source : MNHN, Paris

Parapygus Pomel (1883, p. 61) et **Arnaudaster** Lambert (1918, p. 26).

Malgré leur apex tétrabasal, ils ont été placés par KIER (1962, p. 99) parmi les Echinolampadidés. Ils se distinguent aussi des Echinolampes par la forme de leur périprocte.

C) DIAGNOSES ET DESCRIPTIONS DU GENRE *ECHINOLAMPAS*

Depuis sa création par Gray en 1825, il a été proposé de nombreuses diagnoses ou descriptions pour le genre *Echinolampas*. Bien souvent d'ailleurs elles ne font que reprendre celles qui les ont précédées. On ne s'arrêtera donc qu'à celles qui apportent quelque chose de nouveau. La première semble avoir été donnée par GRAY (1855, p. 34). De LORIOL (1875, p. 61) attribue par erreur au genre un « appareil apicial composé de quatre plaques génitales perforées », alors qu'à la vérité s'il y a bien quatre pores génitaux, on n'a jamais pu mettre en évidence quatre plaques génitales correspondantes. Beaucoup d'auteurs vont le suivre dans cette voie, en exagérant même parfois, comme DUNCAN (1889, p. 190), qui précise que le madréporite sépare les plaques basales postéro-latérales. Cependant COTTEAU en 1889 (1889-1894, p. 6), en contradiction avec certains de ses travaux antérieurs, décrit l'appareil apical comme « muni d'une plaque madréporiforme très étendue, dans laquelle s'ouvrent sur les bords, les quatre pores génitaux » et insiste sur « le caractère important de n'avoir qu'une seule grande plaque génitale », que présentent certains genres de Cassidulidés. Plus tard BERNARD (1895, p. 268-269), reprenant un terme dû à MUNIER-CHALMAS, qualifie de monobasal un tel appareil apical, par opposition avec l'appareil apical tétrabasal d'autres Cassiduloïdes.

Sur un autre point, assez secondaire assurément, les opinions divergent. Il s'agit de la crénulation ou de la non-crénulation des tubercules. La plupart des auteurs, à la suite de DE LORIOL (1875, p. 62), adoptent cette dernière thèse. Pourtant COTTEAU en 1889 (1889-1894, p. 5) s'exprime plus prudemment, lorsque, parlant des tubercules, il les dit « paraissant dépourvus de crénelures ». Il n'en reste pas moins qu'une opinion plus tranchée subsiste à peu près unanimement. Le seul MORTENSEN (1948b, p. 265 et 291) semble avoir reconnu que chez *E. rangi* au moins la crénulation peut être mise en évidence et il note ce caractère chez quelques formes d'Echinolampadidés.

NISIYAMA (1935, p. 146-150) examine les diverses diagnoses et descriptions du genre et les estime insuffisantes. Il propose de leur ajouter différents caractères qu'elles ne mentionnent pas. Il s'agit notamment de traits de structure existant dans la précoce ontogénie : plaques ambulacraires portant un seul tubercule et dont les pores sont disposés en triades. A son tour CUÉNOT (1948, p. 188) indique la présenee de triades au stade post-larvaire et dans les phyllodes à l'état adulte.

On doit remarquer que ces caractères sont assurément connus chez

Source : MNHN, Paris

les Echinolampes, mais il n'est pas certain qu'ils leur soient propres : en tous cas l'existence de triades dans les phyllodes est très générale chez les *Cassiduloida* (ou au moins chez les *Cassidulina*). Quant à leur apparition à un stade précoce, elle ne semble pas avoir été constatée dans d'autres genres du même ordre d'Oursins. Cela ne permet cependant pas de conclure à leur absence. En effet les Echinolampes, encore bien représentés dans la nature actuelle et très repandus au Tertiaire, offrent des conditions d'étude particulièrement favorables.

Un des traits essentiels d'une diagnose doit être la brièveté. Il ne s'agit pas d'énoncer tous les caractères que possède un genre donné et qu'il partage plus ou moins avec les genres voisins, ce qu'on fait dans une description, mais de définir ceux qui permettent de le reconnaître et de le distinguer. C'est dire la difficulté d'une telle diagnose quand il s'agit d'un ensemble aussi vaste que le genre *Echinolampas*. Afin de bien mettre en évidence ses caractères propres, on commencera par rappeler ceux de l'ordre dont il fait partie, à savoir les *Cassiduloida*, puis ceux de la famille *Echinolampadidae*. Comme le premier a été diversement compris au cours de ces dernières années, il n'est pas inutile d'en donner un tableau récapitulatif, à partir de Mortensen 1948 (b) (tableau XIX).

TABLEAU XIX

Classifications récentes des Cassiduloïdes

Mortensen 1948b	Durham et Melville 1957	Kier 1962	Philip 1963
Ord. Cassiduloida S.-O. *Cassidulina* Neolampadidae	Ord. Nucleolitoida ? Neolampadidae	(non mentionnés)	Ord. Cassiduloida S.-O. *Neolampadina* Neolampadidae
Galeropygidae	Galeropygidae	Ord. Cassiduloida Galeropygidae Apalopygidae Faujasidae	S.-O. *Cassidulina* Galeropygidae Apatopygidae Faujasidae
Echinobrissidae	Nucleolitidae	Nucleolitidae Clypeidae	Nucleolitidae Clypeidae
Echinolampadidae	Ord. Cassiduloida Echinolampadidae	Clypeolampadidae Echinolampadidae Pliolampadidae	Clypeolampadidae Echinolampadidae Pliolampadidae
Cassidulidae	Cassidulidae	Cassidulidae	Cassidulidae
Archiacidae	*incertae sedis*	Archiacidae	Archiacidae
	Ord. Holectypoina S.-O. *Conoclypina*		S.-O. *Conoclypina*
S.-O. *Conoclypina* Conoclypidae	Oligopygidae	(non mentionnés)	? Oligopygidae
	Conoclypidae	(non mentionnés)	Conoclypidae

N. B. — Il n'a pas été possible de représenter avec exactitude la correspondance entre les familles : celles-ci étant prises dans des acceptions très différentes par les divers auteurs (notamment par Mortensen et Kier), il en serait résulté une extrême complexité.

Source : MNHN, Paris

Quelle que soit l'exactitude des critiques adressées à la classification de MORTENSEN et l'intérêt de celles qui l'ont suivie, on la conservera ici comme cadre général. En effet la discussion sur ce sujet n'est pas close et une nouvelle classification des Cassiduloïdes est annoncée (PHILIP 1963, p. 723). Il n'empêche qu'on tiendra compte, s'il y a lieu, des plus récents travaux.

On laisse de côté les *Neolampadidae* et les *Conoclypidae*, qui en raison de leurs particularités sont placés dans des sous-ordres spéciaux.

Caractères des *Cassidulina* (*Cassiduloida* autres que les *Neolampadidae* et les *Conoclypidae*). — Oursins Irréguliers munis d'un appareil masticateur chez le jeune, qui est résorbé chez l'adulte ; dépourvus de scissures branchiales ; ambulacres pétaloïdes à la face apicale ; pétales tous semblables (sauf chez les *Archiacidae*) ; floscelle habituellement bien développé ; appareil apical tétrabasal (1) (ou mieux disparate) ou monobasal ; plastron indifférencié ; fascioles absents.

Caractères des *Cassidulidae sensu lato* (englobant notamment les *Echinolampadidae*, comme l'envisagent PHILIP (1963) et même MORTENSEN (1948b, p. 268 et 270), lorsqu'il reconnaît la difficulté ou même l'impossibilité de limiter clairement les Echinolampadidés par rapport aux Cassidulidés). — Appareil apical monobasal.

Caractères des *Echinolampadidae*. — Pétales plus ou moins largement ouverts distalement. Périprocte inframarginal ou infère.

Caractères du genre *Echinolampas*. — Zones porifères des pétales de longueurs inégales (au moins dans l'une des paires de pétales pairs). Péristome transverse, généralement subpentagonal ; périprocte transverse.

D) PHYLOGÉNIE DU GENRE *ECHINOLAMPAS*

Il a été fait allusion plus haut (p. 195) aux relations phylétiques du genre *Echinolampas*. On a ensuite replacé celui-ci dans le cadre de la classification des Echinides. On est ainsi mieux à même d'en étudier l'origine. Il semble en effet préférable de ne pas faire interférer la phylogénie (toujours un peu hypothétique) avec la taxinomie, ne serait-ce que dans un but de clarté. A cet égard, la classification de la sous-classe des Bilatéraux donnée par CUÉNOT (1948, p. 185), dans le traité de zoologie de GRASSÉ, apparaît un peu confuse et déjà dépassée.

Diverses hypothèses ont été proposées concernant la filiation des Echinolampes. On en donnera un bref historique.

ZITTEL (1883, p. 560-564) envisage que ses Cassidulides, qui comprennent notamment les *Echinolampas*, sont issus de la même souche que ses Echinoconides ; et il note que la sous-famille des Echinonées commence

(1) Le qualificatif de tétrabasal, qui implique l'existence de quatre plaques basales (ou génitales) seulement, doit être abandonné, puisque certains *Cassidulidae* possèdent une cinquième plaque génitale non fonctionnelle, comme l'a montré W. JESIONEK-SZYMANSKA (1963, p. 300 et 303).

Source : MNHN, Paris

dans le Lias avec *Galeropygus* et que ses représentants se comportent comme des types embryonnaires de la sous-famille des Echinolampines.

Cotteau (1891b, p. 156) crée son *E. arnaudi*, du Danien, qu'il considère comme le premier représentant de ce genre.

Fourtau (1909, p. 113-114) suppose que *Gitolampas fallax*, du Campanien, est à l'origine de certains *Echinolampas* de la section *Isolampas*.

Hawkins (1911, p. 263-264) considère *Galeropygus* comme la forme ancestrale de tous les Echinides Irréguliers non Holectypoïdes, sauf les Clypéastroïdes. Il en descend deux lignées : un groupe *Clypeus-Pygurus* et un groupe *Echinobrissus* (*Nucleolitidae*), qui donne naissance à *Catopygus* et *Echinolampas*.

Hawkins (1912, p. 491, fig.-texte 60) envisage une descendance des *Echinolampas* à partir d'une souche conulide crétacée par l'intermédiaire d'*Amblypygus* éocène.

Lambert (1918a, p. 37) considère son genre *Protolampas* (type : *E. arnaudi* Cotteau) comme primitif. Il propose d'en faire dériver la masse des espèces d'*Echinolampas*. Plus tard (1931a, p. 296) il en fera la souche des *Oligopygus*.

Hawkins (1920 a, p. 459) distingue deux ordres : les *Nucleolitoida*, descendant de *Plesiechinus* (genre voisin de *Pygaster*) du Lias, et les *Cassiduloida* (comprenant notamment les *Echinolampadidae*), descendant de *Conulus* crétacé par l'intermédiaire d'*Amblypygus* ; quant à *Galeropygus* il serait issu de types Diademoïdes, indépendamment des Holectypoïdes.

Hawkins (1920 b, p. 399-400) croit établie irréfutablement la descendance de la souche *Echinolampas* à partir d'un ancêtre Echinoneide ou Holectypoïde tardif.

Hawkins (1926, p. 372) découvre dans le genre tertiaire *Oligopygus* le stade qui suit *Amblypygus* dans le passage des *Echinoneidae* aux *Echinolampadidae*.

Cuénot (1948, p. 187-188) distingue deux lignées distinctes : les Holectypides-Cassidulides et les Galéropygides. Les premiers, issus de *Pygaster*, se continuent par les Echinolampadides, avec notamment *Amblypygus* et *Echinolampas*.

Mortensen (1948 b, p. 269, et 1951 p. 570) estime que les Echinolampadidés seraient dérivés d'Echinobrissidés tétrabasaux. *Hypopygurus* du Cénomanien représenterait un intermédiaire entre les deux familles ou entre ceux-ci et les Cassidulidés. *Astrolampas* crétacé, peut presque aussi bien être rapporté aux Echinolampadidés qu'aux Cassidulidés. *Amblypygus* semble un peu trop spécialisé pour avoir pu donner naissance à un Echinolampadidé. En conclusion les Echinolampadidés dérivent des Echinobrissidés par l'intermédiaire des Cassidulidés.

Tenmier et Termier (1953, p. 882) présentent une filiation des Echinolampadidés conforme à l'opinion de Mortensen.

Durham et Melville (1957, p. 266) font dériver les *Echinolampadidae* des *Cassidulidae* (*Cassiduloida*), ceux-ci étant issus des *Galeropygidae* indépendamment des *Nucleolitidae* (*Nucleolitoida*).

Kier (1962, p. 18) admet que les *Echinolampadidae* descendent des *Nucleolitidae*, probablement d'un genre semblable à *Pygorhynchus* crétacé, par l'intermédiaire d'*Arnaudaster* et *Parapygus* crétacés. Ce

Source : MNHN, Paris

dernier aurait donné naissance à la souche *Echinolampas-Plesiolampas*.

PHILIP (1963, p. 724) considère les *Echinolampadidae* comme représentant un dérivé néoténique d'une souche Cassiduloïde avancée, sans en exposer les raisons.

Parmi tant d'opinions diverses, il importe de rechercher les points communs entre elles. En réalité il est difficile d'examiner une telle question sans discuter les familles ou les taxa auxquels on fait allusion, parce que chacun de ceux-ci ne recouvre pas toujours la même réalité suivant les auteurs. Cependant cela sortirait du cadre du présent travail.

On peut distinguer plusieurs grandes théories concernant la filiation des Echinolampes. On peut les subdiviser en deux groupes, suivant qu'elles situent l'origine, directe ou indirecte, de ceux-ci au voisinage de l'un ou de l'autre des deux plus anciens Echinides Irréguliers connus, datant du Lias, *Plesiechinus* (voisin de *Pygaster*) et *Galeropygus*. Encore faut-il préciser que le premier d'entre eux a été considéré récemment (DURHAM et MELVILLE 1957, p. 253 ; MELVILLE 1961) comme appartenant à un ordre particulier (*Pygasteroida*), rentrant dans le superordre *Diadematacea*, qui comprend essentiellement des Oursins qualifiés autrefois de Réguliers.

Théories prenant pour origine un Pygastéridé (*Plesiechinus* ou *Pygaster*) ou un Holectypoïde. — C'est, à partir de 1912, l'opinion de HAWKINS, qui envisage une souche parmi les *Holectypoida* de Mortensen, parfois indépendamment des autres Cassiduloïdes. On doit remarquer que *Amblypygus* ne peut représenter qu'un intermédiaire morphologique entre un Holectypoïde et *Echinolampas*, parce qu'il ne remonte pas en deçà de l'Eocène et n'est donc pas plus ancien que celui-ci. CUÉNOT adopte une hypothèse analogue à celle de Hawkins, quoique plus nuancée.

Théories prenant pour origine un Cassiduloïde (*Galeropygus* ou un Galéropygidé). — C'était la première idée de HAWKINS (1911). Les auteurs les plus récents semblent tous se rallier à une telle filiation. MORTENSEN propose le schéma : *Galeropygidae* → *Echinobrissidae* → *Cassidulidae* → *Echinolampadidae* ; DURHAM et MELVILLE le schéma : *Galeropygidae* → *Cassidulidae* → *Echinolampadidae* ; KIER enfin le schéma : *Galeropygidae* → *Nucleolitidae* → *Echinolampadidae*.

Comment trancher entre ces diverses hypothèses ? Celle de HAWKINS (à partir de 1912), suivie par CUÉNOT, semble à peu près abandonnée. Quant aux autres, il semble y avoir encore peu de faits incontestables, qui permettent de donner la préférence à l'une plutôt qu'à une autre. MORTENSEN (1948b, p. 269) estimait avec raison qu'il n'était pas possible d'indiquer dans le détail toutes les lignées entre Cassidulidés et Echinolampadidés.

Quelles sont les idées directrices ayant conduit à l'édification de telles phylogénies ? HAWKINS considérait avant tout la structure ambulacraire. Il se fondait principalement sur les travaux d'A. AGASSIZ (1872-1874), qui avait fait connaître pour la première fois le développement d'un Echinolampe. D'après les affinités du stade jeune il concluait à l'origine du groupe, parfois indépendamment des autres Cassiduloïdes et sans tenir suffisamment compte de l'âge géologique des intermédiaires supposés. En outre, selon MORTENSEN (1948b, p. 268), il attachait trop d'importance à de petites différences dans la structure ambulacraire.

Source : MNHN, Paris

Il n'est pas interdit non plus de penser que d'autres Cassiduloïdes plus anciens ont pu avoir un développement analogue à celui des Echinolampes, bien qu'il soit encore inconnu.

Mortensen s'inspire davantage de l'ensemble des caractères et propose un schéma moins précis, mais plus vraisemblable. Celui de Durham et Melville résulte de l'idée d'une séparation des *Cassiduloida* en deux ordres distincts. Quant à Kier, il met en évidence un ensemble de tendances évolutives propres aux Cassiduloïdes et les prend pour bases de sa phylogénie. Sans discuter celle-ci dans le détail, on doit examiner la souche des Echinolampadidés, représentée selon lui par *Parapygus*, du Crétacé supérieur. Ce genre a une forme générale allongée, un appareil apical tétrabasal, des pétales relativement peu développés, avec les zones porifères souvent inégales, un périprocte marginal, longitudinal.

Le plus ancien Echinolampe connu, *E. hanguensis*, du Paléocène du Pakistan (voir plus loin), est de contour peu oblong, avec des pétales assez longs, aux zones porifères à peu près égales et avec un périprocte inframarginal, transverse (pl. XII, fig. 3). En raison de ces caractères, il semble difficile d'admettre une filiation directe avec *Parapygus*. En effet *E. hanguensis* n'apparaît pas, à tous égards, comme plus évolué que lui. En revanche on conçoit mieux que ce genre soit à l'origine de *Plesiolampas*.

En conclusion on retiendra surtout l'idée d'une descendance à partir des Galéropygidés, par l'intermédiaire des Echinobrissidés et des Cassidulidés, au sens où les entendait Mortensen.

Résumé. — Le genre *Echinolampas* Gray 1825 comprend deux sous-genres, en dehors du sous-genre nominatif. *Echinolampas* est un mot féminin. Son espèce-type est *E. ovata* Leske 1778 (*Echinanthus*), dont *E. oviformis* Gmelin 1788 (*Echinus*) est un synonyme. On a proposé parfois d'employer *Echinanthus* Leske 1778 dans le sens d'*Echinolampas*, parce qu'à l'origine ce terme englobait ce dernier genre.

Les acceptions récentes de la famille *Echinolampadidae* concordent à peu près entre elles. Les genres de cette famille et quelques genres voisins sont comparés à *Echinolampas* : *Clypeolampas* et *Vologesia*, *Protolampas*, qui est bien un Cassiduloïde, contrairement à certaines opinions récentes ; *Microlampas*, mal connu ; *Anisopetalus* (synonyme de *Rhyncholampas*) ; *Plesiolampas*.

Cotteau, le premier (1889), décrit exactement l'appareil apical des *Echinolampas*. Dans ce genre, les tubercules sont crénelés ou non. On critique la diagnose proposée par Nisiyama (1935). Les diverses classifications récentes des Cassiduloïdes varient sensiblement. Les caractères distinctifs du genre *Echinolampas* sont les suivants : Oursins irréguliers munis d'un appareil masticateur chez le jeune ; ambulacres pétaloïdes ; pétales tous semblables ; floscelle (*Cassidulina*) ; appareil apical monobasal (*Cassidulidae s.l.*) ; pétales plus ou moins largement ouverts distalement, périprocte inframarginal ou infère (*Echinolampadidae*) ; zones porifères des pétales inégales, péristome et périprocte transverses (*Echinolampas*).

Les théories concernant la filiation des Echinolampes placent leur origine dans le Lias, au voisinage soit d'un Pygastéridé ou d'un Holectypoïde (Hawkins), soit d'un Cassiduloïde Galéropygidé (Mortensen et autres). Celle de Hawkins, fondée sur le développement ontogénique des Echinolampes, est aujourd'hui abandonnée. On admet ici, de façon moins précise, une descendance à partir des Galéropygidés, par l'intermédiaire des Echinobrissidés et des Cassidulidés, conforme aux idées de Mortensen.

Source : MNHN, Paris

III. — HISTOIRE GÉOLOGIQUE ET CONSIDÉRATIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

A) NOMBRE D'ESPÈCES ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DE L'ÉOCÈNE A L'ÉPOQUE ACTUELLE

Dans l'état actuel de nos connaissances, l'origine du genre *Echinolampas* remonte à l'Eocène inférieur, plus précisément au Ranikot inférieur (Paléocène). En effet l'espèce la plus ancienne, *E. hanguensis* Davies 1943, provient du bassin de Kohat-Potwar, dans le nord du Pakistan, où elle se rencontre dans l'argile schisteuse de Hangu (« Hangu Shale »). Celle-ci représente la couche fossilifère la plus ancienne du Ranikot. On peut admettre pour elle un âge Paléocène.

Les caractères d'*E. hanguensis* ne sont malheureusement pas tous parfaitement connus, en raison de son état de conservation (pl. XII, fig. 3). On ne sait presque rien, notamment, de son péristome et rien de ses phyllodes (1). Parmi eux certains dénotent une espèce peu évoluée, relativement indifférenciée, en laquelle on verrait volontiers une forme souche, qui serait à l'origine du genre *Echinolampas*. Il en est ainsi pour sa taille, qui est faible, sa morphologie générale et ses pétales. Ceux-ci sont droits, relativement longs, largement ouverts à leur extrémité ; leurs zones porifères sont sinon rigoureusement égales, du moins de longueurs très peu différentes.

A l'Eocène inférieur proprement dit, puisque certains auteurs considèrent le Paléocène comme une période, au même titre que l'Eocène, ou plus précisément à l'Yprésien, huit espèces, de taille relativement petite, sont déjà signalées, en des points très éloignés les uns des autres (fig. 127 et tableau XX). Ce sont : en Egypte *E. globulus amygdalina*, *E. humei*, *E. esnehensis*, *E. jarafrahensis*, *E. prostoma*, les trois derniers étant insuffisamment connus ; au Maroc *E. bothriopygoides;* à Madagascar *E. parvula* et *E. valettei* (pl. III, fig. 1-3). Il faut citer aussi *E. macrostoma* qui, selon Devriès (1960b,), existerait dès cette époque dans le Tinrhert (Sahara oriental), et *E. menchikoffi*, du désert libyque (Egypte), dont le niveau stratigraphique n'est pas tout à fait sûr. Certaines espèces se poursuivent dans les niveaux supérieurs : *E. globulus*, par sa sous-espèce typique, et *E. bothriopygoides*. Dès cette époque se manifeste une nette diversification : si respectivement *E. globulus amygdalina* et *E. humei*, *E. parvula* et *E. valettei*, sont relativement voisins, les rapports sont déjà lointains entre ces deux groupes d'espèces et il n'y en a guère avec *E. bothriopygoides*. Quant à la filiation possible avec *E. hanguensis*, elle n'apparaît nettement dans aucune de ces espèces.

(1) De précieux renseignements et des photographies, concernant les deux seuls exemplaires de cette espèce, ont été aimablement fournis par M. R. P. S. Jefferies, du département de Paléontologie du British Museum.

Source : MNHN, Paris

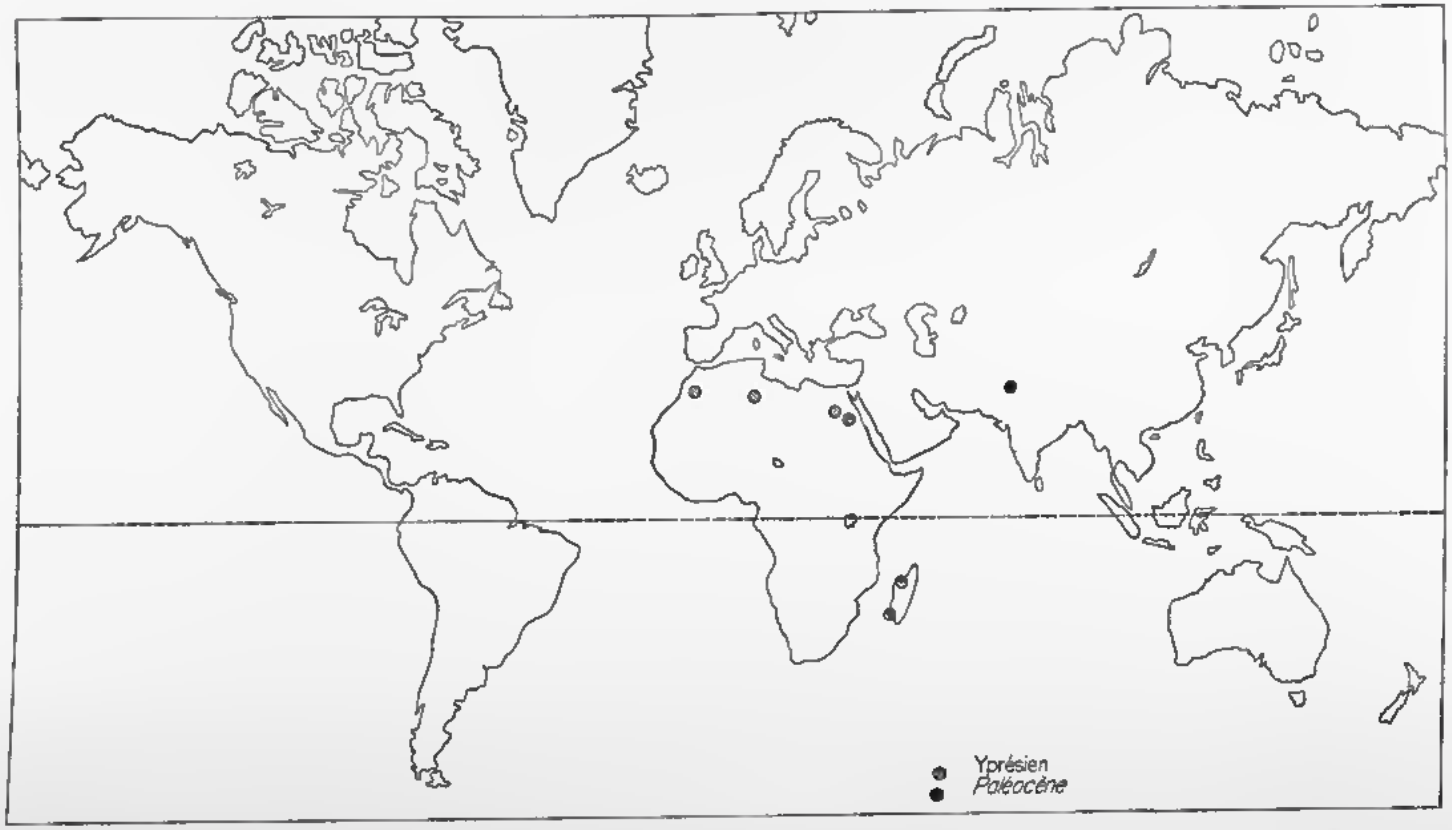


Fig. 127. — Le genre *Echinolampas* à l'Eocène inférieur (Paléocène et Yprésien). (Echelle approximative à l'équateur : 1 : 200 000 000).

Source : MNHN, Paris

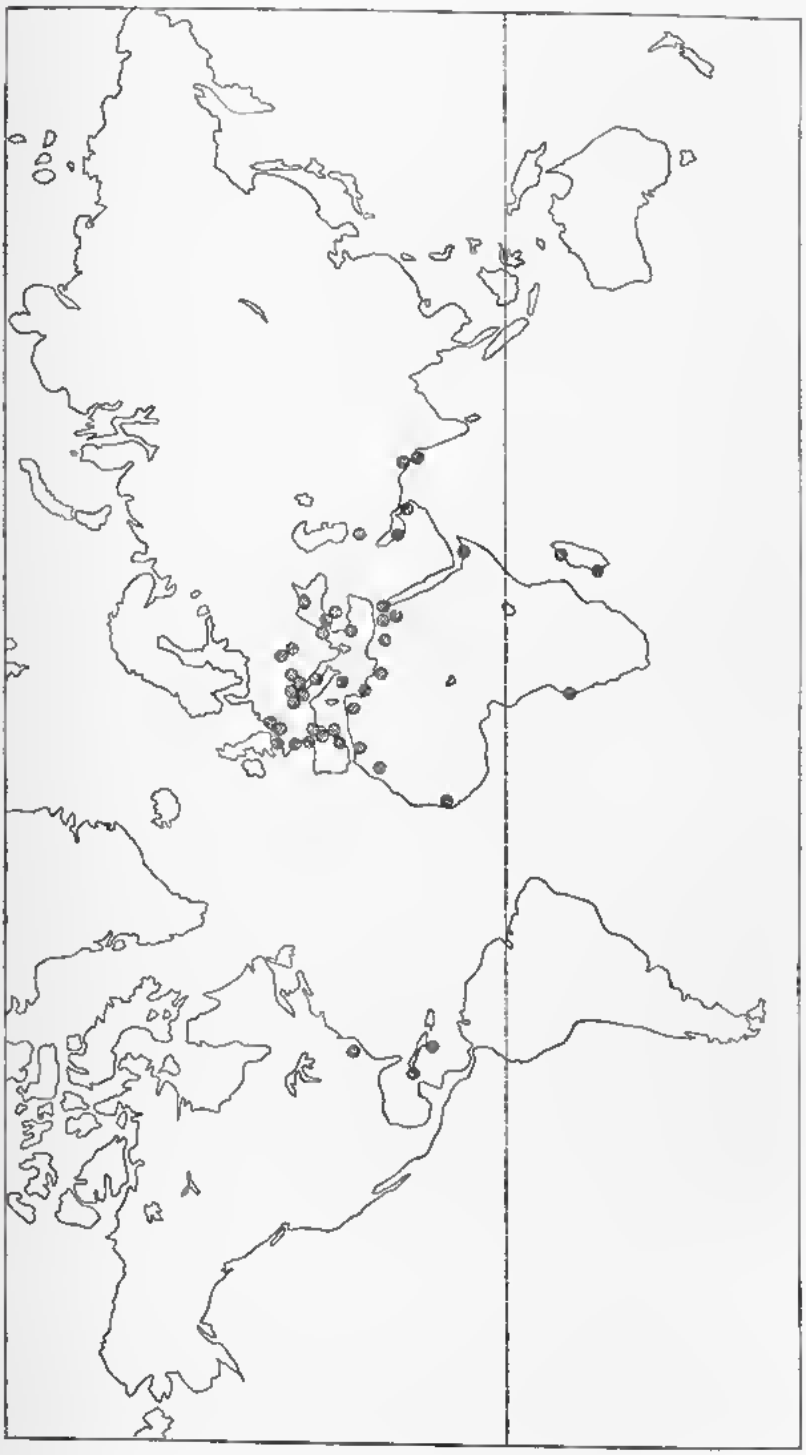


FIG. 128. — Le genre *Echinolampas* à l'Eocène moyen.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

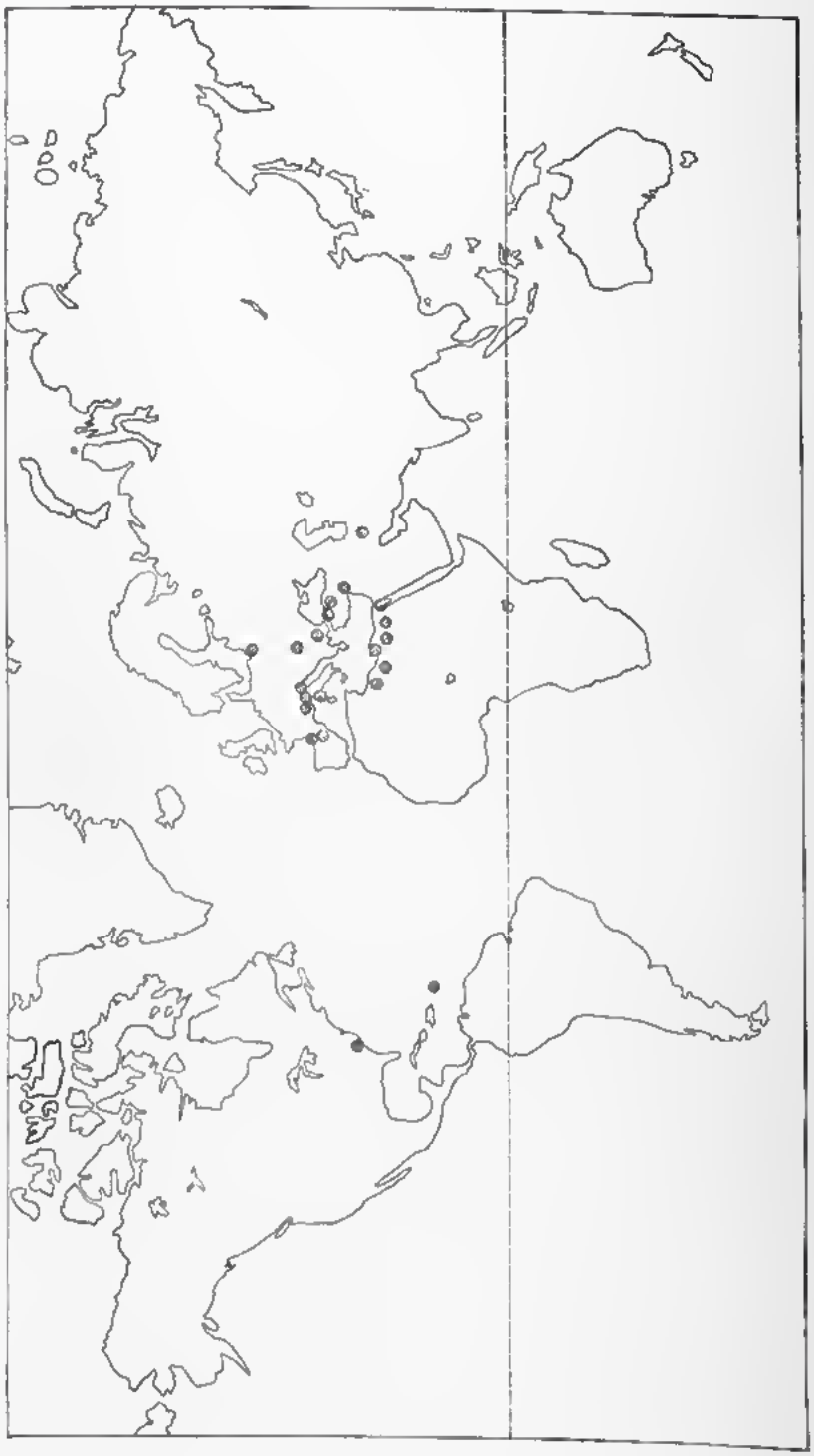


FIG. 129. — Le genre *Echinolampas* à l'Eocène supérieur.

Source : MNHN, Paris

A l'Eocène moyen se produit comme une explosion de formes : le nombre d'espèces passe soudain à 101 (fig. 135 et tableau XXI). En même temps on les trouve dans les régions les plus diverses, depuis la Belgique jusqu'au sud-ouest de Madagascar et à l'Angola, et de la Caroline du Nord et de l'ouest de Cuba jusqu'au Pakistan ; cependant elles sont plus abondantes dans le bassin méditerranéen (fig. 128).

A l'Eocène supérieur le nombre d'espèces diminue sensiblement. On n'en compte plus qu'une trentaine (vingt-huit). Leur aire de répartition se rétrécit, bien qu'au nord on connaisse le genre dans l'ancienne Prusse Orientale (Samland) ; au sud il ne descend pas au-dessous de la latitude de Porto-Rico. Si à l'ouest il atteint la Caroline du Nord, à l'est il ne dépasse pas l'Iran (fig. 129 et tableau XXII).

A l'Oligocène (y compris l'Aquitanien) (1) a lieu une nouvelle expansion, avec la présence de nombreuses espèces (cinquante-sept, dont onze aquitaniennes), et leur extension vers l'est et le sud jusqu'à Bornéo et le sud-est de l'Australie. En même temps l'Amérique Centrale continentale est intéressée pour la première fois (Panama et est du Mexique) et les Antilles le sont davantage que par le passé (fig. 130 et tableau XXIII).

Au Miocène le nombre d'espèces se monte à près de cent (96). Au Burdigalien la faune comprend une quarantaine d'espèces (quarante-trois), dont cinq du sous-genre *Hypsoclypus*, caractérisé notamment par sa grande taille, qui fait son apparition. L'aire de répartition n'est pas plus étendue qu'à l'Oligocène. On note cependant la présence d'*Echinolampas* au Mozambique sud et au Zululand, au sud, et à Formose et aux îles Mariannes, à l'est. Le sous-genre *Hypsoclypus* est limité au bassin méditerranéen (fig. 131 et tableau XXIV).

Au Vindobonien on compte un peu plus d'espèces (cinquante), dont seize à dix-neuf (selon les attributions subgénériques) *Hypsoclypus* et un *Conolampas* (*C. oranensis*). Le premier de ces sous-genres se développe beaucoup, tandis que *Echinolampas s. str.* n'augmente pas. Toutefois c'est à cette époque qu'il atteint sa taille maximale, chez *E. hemisphaerica* et *E. barcinensis*. Il y a lieu de signaler l'existence du genre au nord du Japon, mais son extension ne s'accroît pas. *Hypsoclypus* reste confiné au bassin méditerranéen, les citations de ce sous-genre à Cuba (*H. holguinensis*, *H. fuentesi*), de même qu'au Venezuela (*H. wiedenmayeri*) restant incertaines (fig. 132 et tableau XXV).

Le Pliocène voit un brusque déclin des Echinolampes, avec seulement six espèces, dont un seul *Hypsoclypus* (*H. pouyannei*, resté non figuré). Ils abandonnent le Nouveau Monde et subsistent essentiellement dans le bassin méditerranéen et ses alentours (Cap Juby, au Rio de Oro), à l'exception de deux espèces, au Kenya (île Mombasa) et à Java. Toutefois *E. subrostrata* apparaît, de façon inattendue, dans le Pliocène anglais (Suffolk) (fig. 133 et tableau XXVI).

(1) On a rattaché ici l'Aquitanien à l'Oligocène, en raison principalement de l'âge encore controversé, soit Oligocène supérieur, soit Miocène inférieur, de certaines formations des Antilles (notamment Cuba), contenant beaucoup d'espèces d'*Echinolampas*. Il semble que cette solution entraîne le moins d'inexactitude. De plus dans l'échelle des âges absolus donnée par Kulp (1961), utilisée plus loin, l'Oligocène semble bien comprendre l'Aquitanien.

Source : MNHN, Paris

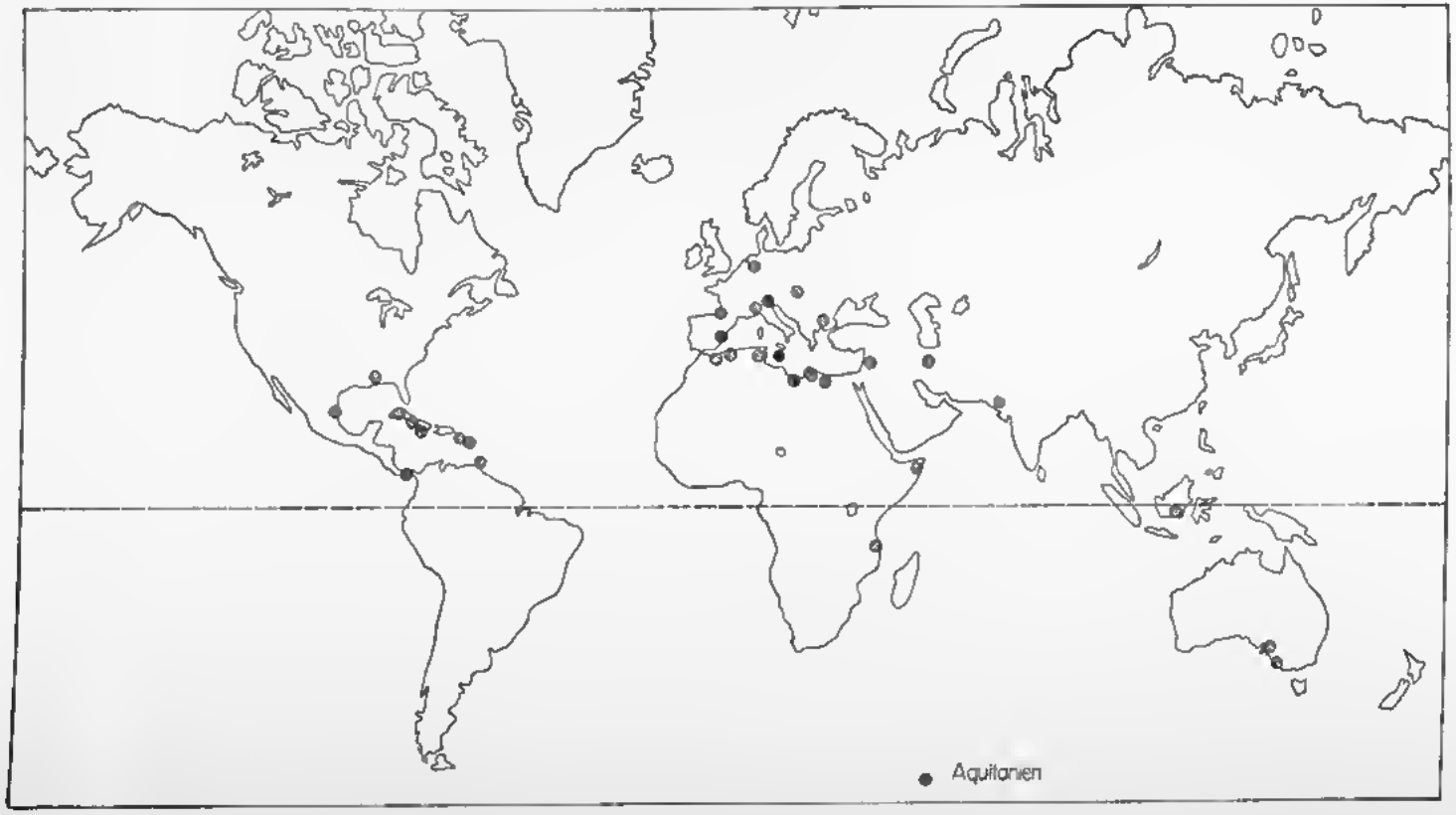


FIG. 130. — Le genre *Echinolampas* à l'Oligocène (et à l'Aquitanien).

Source : MNHN, Paris

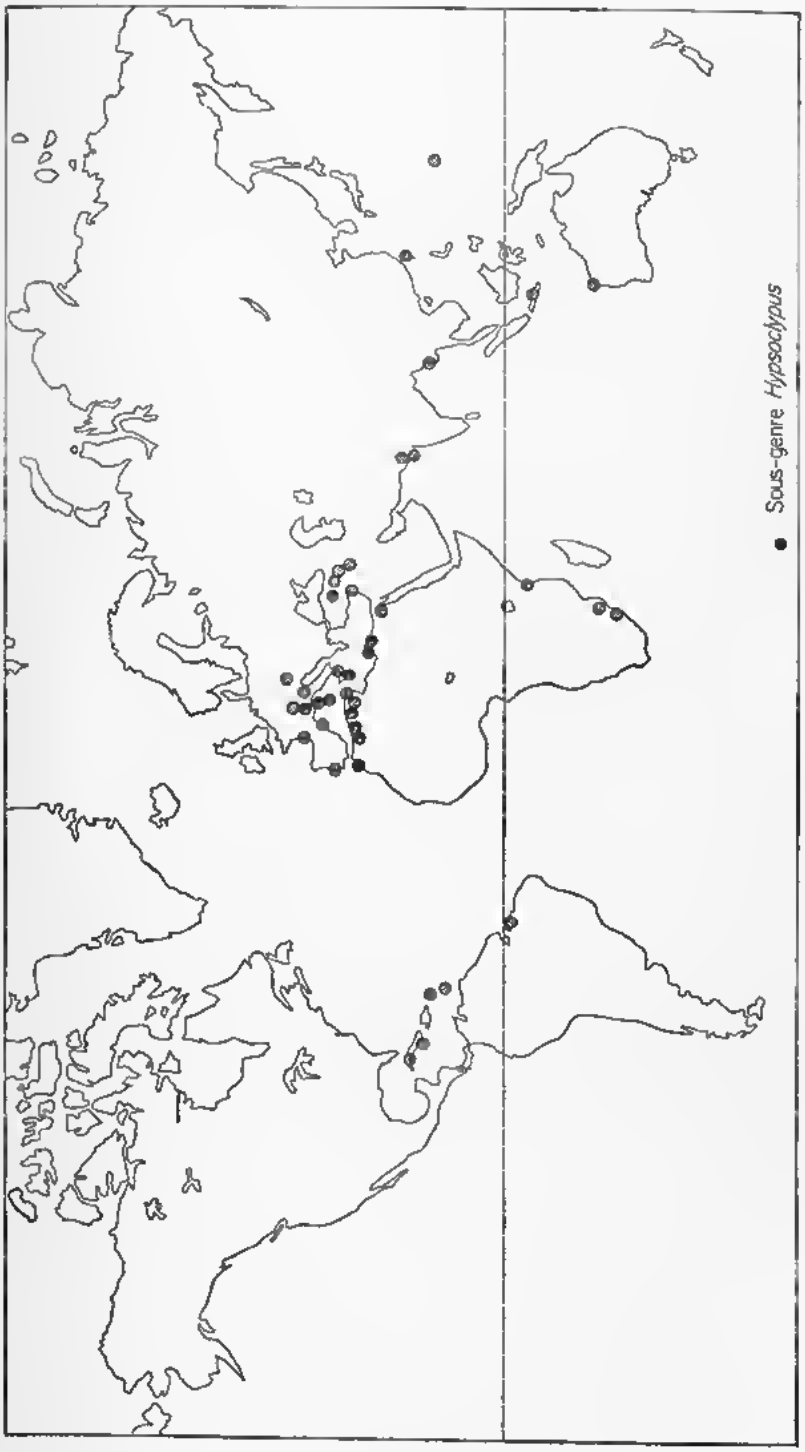


FIG. 131. — Le genre *Echinolampas* au Burdigalien.

Source : MNHN, Paris

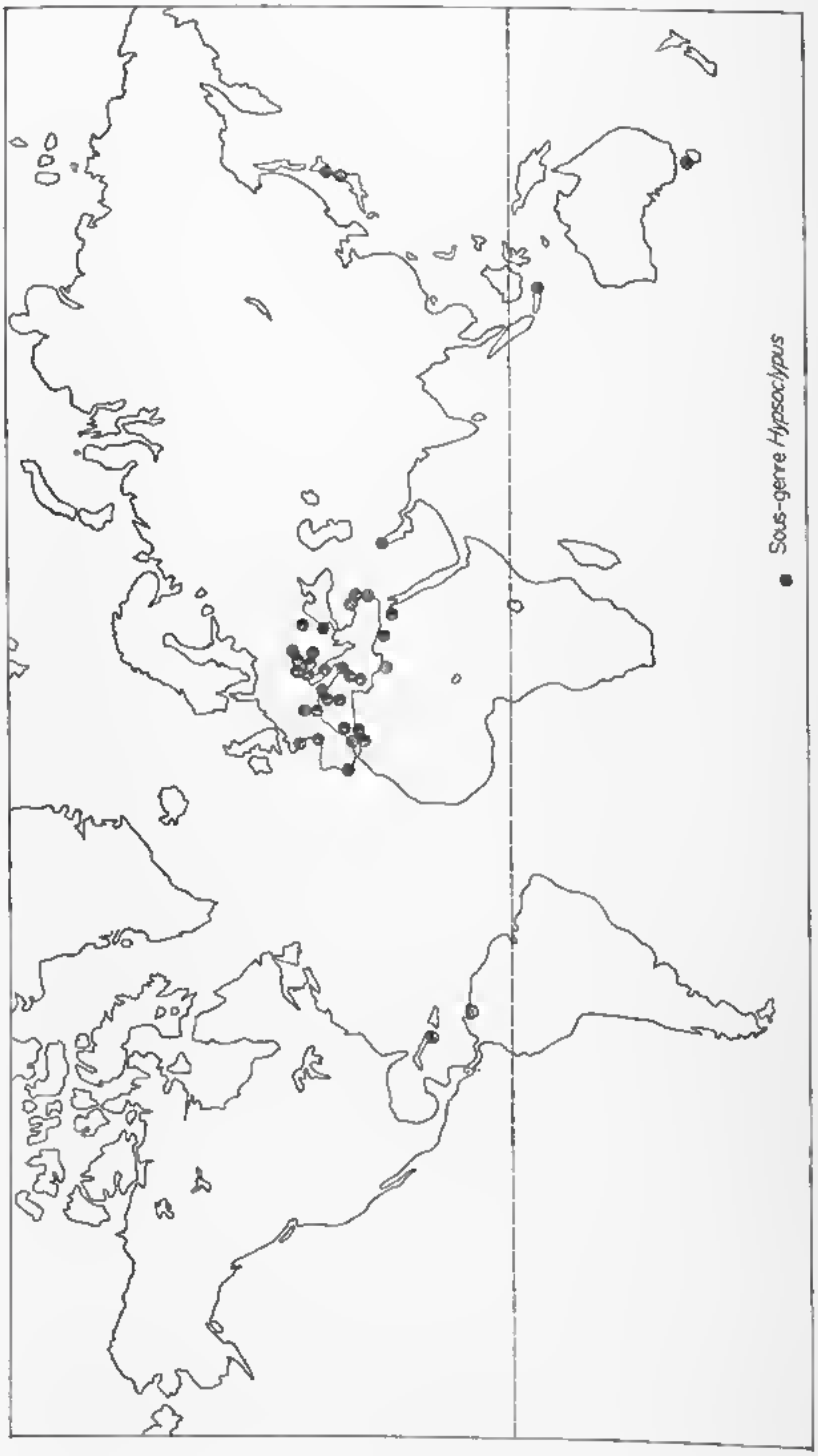


Fig. 132. — Le genre *Echinolampas* au Vindobonien.

Source : MNHN, Paris

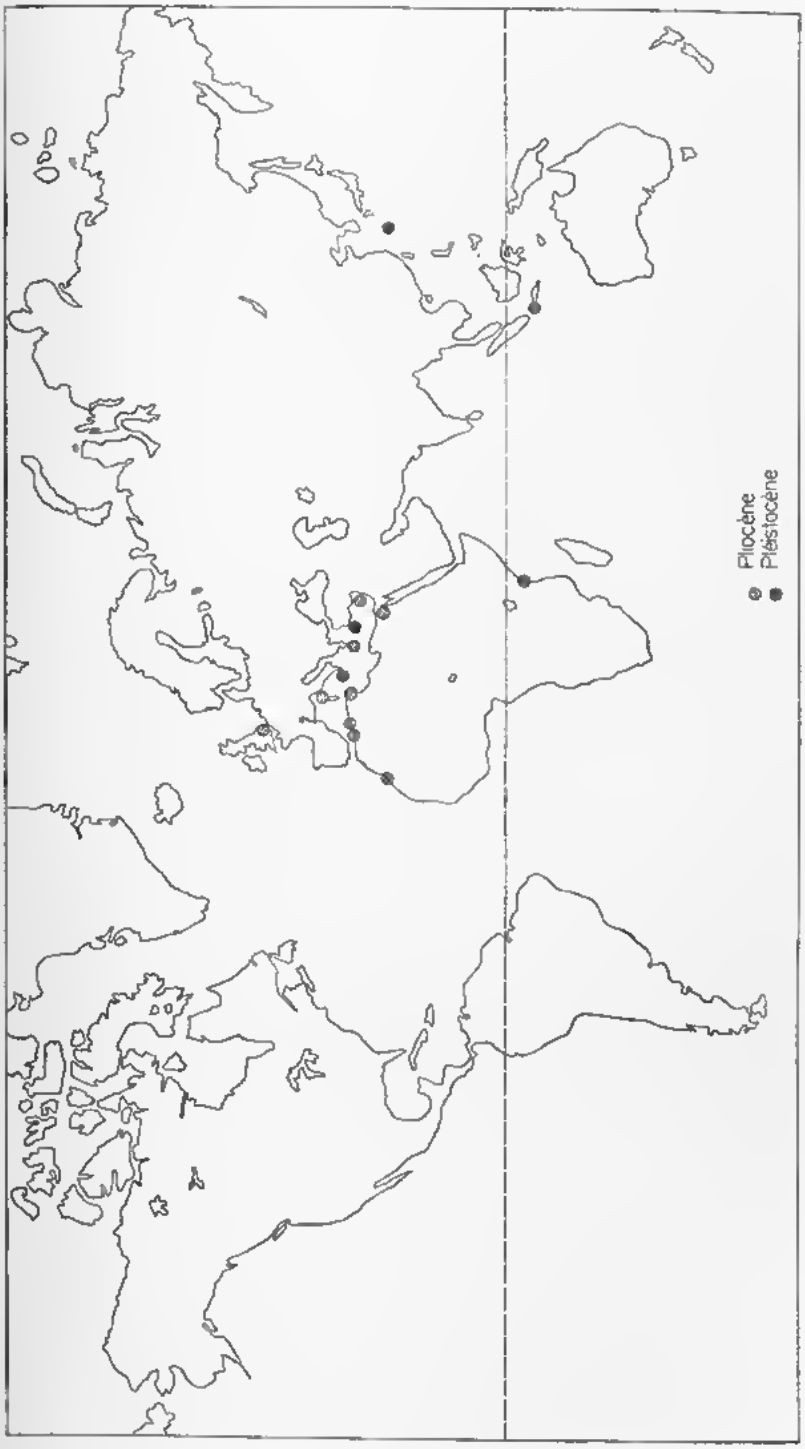


FIG. 133. — Le genre *Echinolampas* au Pliocène et au Pléistocène.

Source : MNHN, Paris

FIG. 134. — Le genre *Echinolampas* à l'époque actuelle.

Source : MNHN, Paris

Au Pléistocène deux espèces seulement sont connues, *E. hoffmanni*, en Sicile et à Rhodes, et un fossile de Riou-Kiou rapporté à l'*E. depressa* actuel.

L'époque actuelle apparaît plus riche, puisqu'on dénombre quatorze espèces, dont quatre *Conolampas*. La répartition géographique apparaît assez vaste, comparée à celle des périodes géologiques. Le genre a disparu de la Méditerranée, il est compris essentiellement entre les tropiques, bien qu'il les déborde un peu au nord, surtout dans le détroit de Corée et les mers du Japon, et au sud sur les côtes sud-africaines. Vers l'est il s'étend jusqu'aux îles Marshall. Il est particulièrement bien représenté dans l'Océan Indien et en Indonésie. On remarque son absence sur les côtes occidentales de l'Amérique et dans le Pacifique oriental. Les *Conolampas* sont largement distribués, aussi bien dans l'Atlantique (Golfe du Mexique) que dans l'Océan Indien (îles Maldives) et le Pacifique (Philippines sud et ouest de Sumatra) (fig. 134 et tableau XXVII).

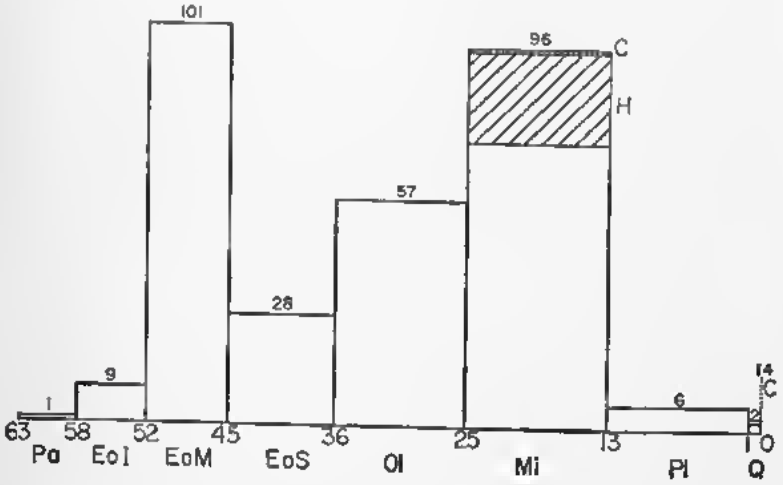


Fig. 135. — Nombre d'espèces d'*Echinolampas* aux diverses époques (durées absolues d'après Kulp 1961) (C : sous-genre *Conolampas* ; H : sous-genre *Hypsoclypus* ; Pa : Paléocène ; EoI : Yprésien ; EoM : Eocène moyen ; EoS : Eocène supérieur ; Ol : Oligocène (+ Aquitanien) ; Mi : Miocène ; Pl : Pliocène ; Q : Pléistocène (l'origine « 0 » correspond à l'époque actuelle)).

En additionnant les nombres donnés ci-dessus, on arrive à un total de trois-cent huit espèces. Il faut y ajouter quelques formes de niveau stratigraphique insuffisamment précisé, ce qui conduit à trois-cent quatorze espèces.

Diverses remarques viennent à l'esprit, à l'énoncé des faits précédents. On a noté l'abondance relative des espèces d'Echinolampes aux diverses époques. Les nombres en donnent une idée approximative. En effet on considère implicitement que les diverses périodes géologiques ont duré le même temps, ce qui n'est pas exact. Aussi est-il nécessaire de faire appel aux durées absolues. Les données utilisées sont celles de Kulp (1961).

Source : MNHN, Paris

On divise le nombre d'espèces d'une période par sa durée en millions d'années et on envisage le nombre d'espèces par million d'années. On obtient les résultats suivants : Paléocène : $\frac{1}{5} = 0{,}2$; Eocène inférieur : $\frac{9}{6} = 1{,}5$; Eocène moyen : $\frac{101}{7} = 14$; Eocène supérieur : $\frac{28}{9} = 3$; Oligocène : $\frac{57}{11} = 5$; Miocène : $\frac{96}{12} = 8$; Pliocène : $\frac{6}{12} = 0{,}5$; Pléistocène : $\frac{2}{1} = 2$. Ces nombres illustrent à l'évidence la notion, depuis longtemps admise, d'un développement maximal du genre à l'Eocène moyen, accompagné d'un renouveau au Miocène.

B) CAUSES DE L'APOGÉE ET DU DÉCLIN DU GENRE

On a tenté d'expliquer l'apogée des Echinolampes à l'Eocène moyen, suivie de leur déclin aux époques plus récentes, par la baisse de température survenue au cours de celles-ci. C'est notamment l'opinion de Kier (1962, p. 20) en ce qui concerne l'ensemble des Cassiduloïdes. De la même façon, chez les Madréporaires, Chevalier (1961, p. 521) note, au cours du Miocène, l'appauvrissement et la disparition de la faune récifale de la Méditerranée occidentale. Il en voit une cause dans le refroidissement progressif de l'Europe au Néogène.

Les paléotempératures des diverses périodes sont maintenant assez bien connues. Schwarzbach (1963, p. 168) donne pour les températures moyennes annuelles en Europe les valeurs suivantes : Pliocène : 14° ; Miocène : 16° ; Oligocène supérieur : 18° ; Eocène : 21°. La température de surface de la mer oligocène au nord des Bahamas, donc à une latitude beaucoup plus basse (30° N) était de 28°3C. Au Miocène elle n'était plus que de 24°1C (Emiliani, 1956, p. 285). Au cours du Tertiaire les mers profondes se refroidissent lentement. Tenmier et Termier (1960b, p. 93-96) indiquent les températures suivantes : au Paléocène 17°, à la fin de l'Eocène 17°, à la fin de l'Oligocène 9°, à la fin du Miocène 4°, à la fin du Pliocène 2°. Pour le Nummulitique basque, Allègre, Boulanger et Javoy (1963, p. 256) indiquent une chute de température de 31°C à 23°C entre l'Yprésien et le Stampien.

L'apogée du genre *Echinolampas* a lieu dans une période de large transgression téthysienne, qui voit l'instauration de conditions chaudes dans les mers et sur les continents, comme l'ont noté Termier et Termier (1952a, p. 33). Ces auteurs indiquent que le réchauffement maximal des mers épicontinentales ne se produit qu'à la fin de l'invasion téthysienne ; au Paléocène, correspondant au début de la transgression, se manifeste un refroidissement temporaire. De fait il se produit une explosion des Echinolampes au Lutétien, succédant à un âge, l'Yprésien, où ils étaient encore fort rares.

La floraison du genre à l'Eocène est particulièrement manifeste dans le bassin méditerranéen. Elle est due assurément au climat chaud

Source : MNHN, Paris

de cette période. Selon STRAKHOV (1957, t. 2, p. 408), les températures de la mer éocène du sud de l'Europe étaient voisines de celles des mers actuelles de l'archipel malais. Or, selon MORTENSEN (1951, p. 576), cette région est la plus riche de toutes, c'est pour la période récente le paradis des Oursins, comme l'étaient les mers européennes aux époques jurassique et crétacée... Et il ajoute que les Cassidulidés y sont florissants. A l'Eocène la température chaude de la Mésogée résulterait d'une large communication avec l'Océan Indien (SCHWARZBACH 1963, p. 178).

Il faut remarquer aussi qu'à cette époque l'Europe a pu se trouver à une latitude plus basse qu'actuellement. En effet, selon les résultats d'études paléomagnétiques (CREER, IRVING, NAIRN et RUNCORN 1958, p. 498), elle aurait été située plus près de l'équateur d'environ 10°.

C) EXPLICATION DE LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

On a noté plus haut que l'aire de répartition du genre *Echinolampas* passe par certaines fluctuations au cours du Tertiaire et du Quaternaire. A l'Eocène moyen, qui marque l'épanouissement du genre, elle n'atteint pas ses limites extrêmes, non seulement de part et d'autre du bassin méditerranéen et de la région arabo-indienne, qui peuvent apparaître comme son berceau, mais aussi vers le nord et le sud. Une première explication ressort de la paléogéographie. Ainsi la latitude la plus septentrionale jamais atteinte par le genre, 55° de latitude nord, se situe en Prusse Orientale (Samland), à l'Eocène supérieur ou à l'Oligocène inférieur (selon l'attribution stratigraphique adoptée pour les couches du Samland). Or cette région n'avait pas été recouverte par la mer à l'Eocène moyen.

Dans l'hémisphère sud, la latitude la plus haute correspond à la Tasmanie, au Miocène. Le genre est connu dans le sud de l'Australie à l'Oligocène, mais la mer n'envahira la Tasmanie que plus tard.

Une deuxième explication doit être cherchée dans la durée nécessaire à la propagation du genre. Un exemple est fourni par son apparition relativement tardive, à l'Oligocène, à Bornéo et en Australie, alors qu'il existe en Inde dès le Paléocène et qu'il y abonde à l'Eocène moyen. FELL (1953, p. 248) remarque que les genres d'Echinides apparus en Inde au Crétacé sont parvenus en Australie à l'Eocène, et que les genres apparus en Inde à l'Eocène sont parvenus en Nouvelle-Zélande à l'Oligocène inférieur ou moyen.

La présence d'*Echinolampas* dans les îles Marshall, à l'époque actuelle seulement, s'explique peut-être de la même façon, sous la réserve qu'elle ne soit pas due à une lacune dans nos connaissances.

Jusqu'ici on a envisagé les limites extrêmes atteintes par le genre. Certaines espèces se rencontrent en des points particulièrement septentrionaux ou méridionaux, pour leur époque. C'est le cas pour une espèce du Paléogène (Eocène supérieur ou Oligocène inférieur) du Samland, décrite sous le nom d'*E. subsimilis* par NOETLING (1885). C'est la forme la plus septentrionale du genre. Sa présence en ce point s'explique par la communication qui existait, à cette époque, entre l'Europe

Source : MNHN, Paris

du nord et la Téthys moyenne, à travers la Russie méridionale (Termier et Termier 1960b, p. 94). Il en résultait une influence tropicale sur le climat, comme en témoignent la faune et la flore terrestres de l'ambre du Samland. Celles-ci montrent des affinités avec la faune de l'Insulinde et de l'Amérique du Sud, et avec la flore de Malacca (Termier et Termier 1960a, p. 395).

Un autre exemple est fourni par *E. subrostrata*, qui existe dans le Coralline Crag (Pliocène, Astien) du Suffolk. C'est une latitude relativement très haute pour cette période, puisque à l'Oligocène supérieur, sensiblement plus chaud, le genre *Echinolampas* ne dépassait pas une latitude comparable (*E. kleini* en Westphalie). Il convient donc de rechercher une explication. Gregory (1892, p. 107) avait noté que la faune d'Echinides du Crag comprend des genres de caractère tropical. Celui-ci apparaît peu compatible avec le refroidissement pliocène. Toutefois on sait qu'il existait une « Manche pliocène » encore assez chaude (Gignoux 1950, p. 646) à l'époque du Coralline Crag, comme le montre la présence de Gastéropodes de mers chaudes du genre Pirule.

On peut comparer le cas d'*E. subrostrata* à celui de l'*E. crassa* actuel, examiné plus loin, qui se rencontre à l'extrême sud de l'Afrique, où la faune est considérée comme seulement tempérée chaude (Ekman 1953, p. 191).

Dans le bassin méditerranéen, les Echinolampes étaient encore relativement abondants au Pliocène, mais il n'en subsiste plus qu'un au début du Quaternaire, *E. hoffmanni*. Selon Checchia-Rispoli (1938), cette espèce, apparue au Pliocène supérieur, a son apogée au Sicilien et disparaît au Tyrrhénien. Cependant le Sicilien voit l'apparition d'espèces de Mollusques nordiques en Méditerranée, tandis qu'au Tyrrhénien, au contraire, des espèces du Sénégal (faune à Strombes) y pénètrent. La présence d'*Echinolampas* au Silicien et son absence au Tyrrhénien ont donc de quoi surprendre.

Toutefois Furon (1959, p. 369) fait remarquer que la mer sicilienne n'était pas froide à proprement parler, le Sicilien pouvant correspondre à l'interglaciaire Günz-Mindel. Mais cet étage est séparé du Tyrrhénien par une période glaciaire (Mindel), qui a pu causer la disparition d'*E. hoffmanni*.

On notera aussi avec Emiliani (1961, p. 524) que les fluctuations de température deviennent plus importantes à partir du début du Pléistocène, qu'elles ne l'étaient précédemment, au Pliocène. Dans la Méditerranée, les minima de température séculaires ont passé de 21° au Pliocène à 16° au Pléistocène ancien et à 12° au Pléistocène récent.

Il n'est pas impossible que l'*E. rangi*, actuellement vivant, des côtes d'Afrique occidentale (Sénégal, Libéria, Cameroun), représente un descendant de la même espèce. La découverte d'*E. hoffmanni* par G. Lecointre à Tarfaya (= Cap Juby) (Rio de Oro) fournit à cet égard un jalon intéressant. Ce cas rappelle celui du Gastéropode *Strombus bubonius* Lmk, très abondant en Méditerranée au Tyrrhénien et aujourd'hui présent sur les côtes atlantiques de l'Afrique tropicale, où il aurait émigré (Lecointre 1952, p. 110).

A l'époque actuelle aussi, les points extrêmes atteints par les Echinolampes vers les hautes latitudes peuvent étonner. Au nord on trouve

Source : MNHN, Paris

ceux-ci dans le détroit de Corée et les mers du Japon, et au sud à l'extrémité méridionale de l'Afrique, c'est-à-dire dans les deux cas bien au-delà des tropiques. Assurement la zone tropicale déborde les tropiques et ses limites correspondent, approximativement, aux isothermes annuels de 20° ou aux limites septentrionale et méridionale des palmiers. Ceci explique très bien la présence du genre dans le golfe du Mexique ou dans la Mer Rouge, aux environs de Suez. Dans le détroit de Corée et sur les côtes du Japon, elle est peut-être due au réchauffement apporté par le Kuro Shio. Celui-ci baigne les côtes sud du Japon, mais, vers les latitudes de 35° à 40° ,il s'oriente vers l'est et va se perdre dans le Pacifique (J. Rouch 1957, p. 163). Dans le même ordre d'idées Pérès (1961, p. 192) signale que, sous l'effet du Kuro Shio, la mangrove tropicale s'étend jusqu'à 32° de latitude nord, à Kagoshima, au sud de Kiou-Siou. Or *E. sternopetala* se rencontre précisément dans le golfe de Kagoshima et, vers le nord, ne semble guère dépasser 35° de latitude, dans la baie de Sagami, au sud-ouest de Tokyo.

E. crassa existe au sud de l'Afrique, du Cap de Bonne-Espérance, à l'ouest, à East London, à l'est, soit à près de 35° de latitude sud. On sait pourtant que l'hémisphère sud est moins chaud que l'hémisphère nord, comme le montre la répartition des récifs coralliens. Ceux-ci sont compris entre 35° de latitude nord et seulement 32° de latitude sud. Cependant les eaux chaudes du courant de Mozambique et des Aiguilles, issu du courant équatorial, font sentir leur influence jusqu'au Cap de Bonne-Espérance et expliquent la présence du genre *Echinolampas* à une aussi haute latitude, de même que celle d'autres organismes de caractère subtropical appartenant à différents groupes (Ekman 1953, p. 190). Il est intéressant de noter qu'une explication semblable est fournie à la présence, à l'Eocène, de Nummulites sur la côte orientale de l'Afrique et (?) au sud jusqu'au Cap (Schwarzbach 1963, p. 166).

D) RAPPORTS ENTRE L'ANCIEN ET LE NOUVEAU MONDE

La propagation des Echinolampes a dû se réaliser de proche en proche, toutes les fois qu'il existait des conditions favorables à l'installation de ces organismes — mer suffisamment chaude, fonds relativement peu profonds — et qu'ils ne rencontraient pas de barrières. Il en était ainsi dans le bassin méditerranéen et la région arabo-indienne, pendant la plus grande partie du Tertiaire. Au contraire, du côté de l'ouest, on peut admettre qu'il existait une grande étendue marine entre l'Ancien et le Nouveau Monde. En effet l'hypothèse inverse, qui présuppose la dérive des continents, cadre mal avec la répartition des faunes (Durham 1952).

A l'Eocène moyen on trouve des *Echinolampas* aux Etats-Unis et dans les Antilles. On est tenté d'expliquer leur présence par une migration depuis le bassin méditerranéen, où ils existent dès l'Yprésien. Des échanges de part et d'autre de l'Atlantique semblent s'être produits à diverses époques du Tertiaire. Selon Stefanini (1924, p. 833), à l'Ecoène supérieur, des éléments étrangers ont indubitablement immigré. Ainsi

Source : MNHN, Paris

Amblypygus dilatatus, du Lutétien dans l'Ancien Monde, est représenté en Amérique à l'Eocène supérieur par *A. americanus*. Inversement les Scutellidés, originaires d'Amérique, où ils existent à l'Eocène moyen, auraient fait leur apparition en Europe à l'Eocène supérieur. Le même auteur constate aussi l'existence de formes affines, notamment, chez les Echinolampes, *E. cachaouensis* à Biarritz et *E. clevei* dans les Antilles. En réalité, ces deux espèces ne paraissent pas très étroitement apparentées, quoiqu'elles puissent être considérées comme appartenant toutes deux au groupe d'*E. ellipsoidalis*. De plus, la dernière se rencontre déjà à l'Eocène moyen. Il n'en reste pas moins que le groupe d'*E. ellipsoidalis*, abondant dans l'Ancien Monde, fait son apparition dans le Nouveau.

A l'Oligocène, plusieurs savants ont noté des rapports entre espèces d'Amérique et du bassin méditerranéen. Pour Stefanini (1924, p. 837) *E. lycopersica*, de la région des Caraïbes, serait le représentant d'*E. cherichirensis*, de la Mésogée. Lambert (1916, p. 170) voit plutôt les affinités de ce dernier avec *E. aldrichi*, du sud-est des Etats-Unis. *E. kleini*, de Westphalie, offre beaucoup de ressemblance avec *E. paraensis*, de l'état de Pará, au Brésil. Mais celui-ci semble plus récent (Miocène inférieur). Stefanini (1924, p. 838) rapprochait aussi *E. semiorbis*, de l'Oligocène supérieur ou du Miocène inférieur des Antilles, des Echinolampes conoclypéiformes ou *Hypsoclypus*, qui débutent au Burdigalien dans le bassin méditerranéen. Mais il y a lieu de faire des réserves sur ce rapprochement.

Au Pliocène Gregory (1891-1892) trouve des affinités entre les Echinides du Coralline Crag du Suffolk et la faune actuelle de la mer des Caraïbes. De nos jours celle-ci a aussi beaucoup d'espèces en commun avec la côte ouest-africaine (Mortensen 1951, p. 576).

De cet ensemble de faits, il résulte que des échanges ont probablement eu lieu, à certains moments, à travers l'Atlantique. Il y aurait eu migration aussi bien d'est en ouest (extension du genre *Echinolampas* au Nouveau Monde, à l'Eocène moyen) que dans le sens inverse (propagation des Scutellidés vers l'Europe à l'Eocène supérieur). Cependant il y a quelque difficulté à admettre le franchissement d'une vaste étendue d'eau profonde par des organismes benthiques, de caractère subtropical. Des hypothèses ont depuis longtemps tenté de l'expliquer.

A. Agassiz (1872-1874, p. 209) insistait sur l'importance des courants comme agents de transport des Echinides, à l'état de pluteus, et sur la durée de vie larvaire de ceux-ci. Plus récemment, on a distingué diverses catégories de larves nageuses, parmi lesquelles celles qui se nourrissent de phytoplancton et ont une longue vie pélagique représentent 80 à 85% des organismes des mers tropicales (Termier et Termier 1952a, p. 32). Leur durée de séjour dans le plancton varierait de une semaine à deux ou trois mois. Pour les Oursins A. Agassiz (1872-1874, p. 209) envisageait une période de vie larvaire plus longue, s'étendant du début du printemps à la fin de l'été ou à l'automne. De plus il ajoutait (1904, p. 219 et *passim*) que de jeunes Echinides, ayant déjà acquis les caractères des adultes, sont capables de flotter et d'être transportés sur de longues distances par les courants. Et il en serait de même pour d'autres Echinodermes. Aussi expliquait-il facilement les relations entre

Source : MNHN, Paris

les faunes de part et d'autre de l'Atlantique, de même que à travers le Pacifique, grâce au transport des larves par un courant équatorial.

Une telle hypothèse ne semble plus guère rencontrer d'adeptes. GREGORY (1892, p. 106) en examinait une autre, celle de la propagation des adultes le long des côtes septentrionales de l'Océan Atlantique, où ils devaient trouver des profondeurs moindres. Cela implique aussi des températures de la mer suffisamment élevées. A l'Eocène de telles conditions semblent avoir pu se réaliser, ne rendant pas impossible une migration d'est en ouest du genre *Echinolampas*. En Europe les faunes d'Oursins éocéniques les plus septentrionales sont connues en Belgique et en Angleterre. Si en Belgique elles renferment trois espèces d'*Echinolampas* (*E. affinis*, *E. duponti*, *E. lehoni*), dont une seule abondante, dans le Lutétien supérieur, on n'en trouve aucune en Angleterre, où la mer contemporaine des « Bracklesham beds » avait pourtant un caractère tropical ou subtropical. L'explication de ce fait pourrait être recherchée dans la nature des fonds marins, comme le suggère GREGORY (1891-1892, p. 50). Mais les causes climatiques ne sont pas non plus à exclure. En effet une province septentrionale, s'opposant à la province méditerranéenne, existe en Europe depuis le début du Tertiaire (STEFANINI 1924, p. 829). En Amérique on ne connaît pas d'Echinides tertiaires au-delà de la Caroline du Nord, sauf au Paléocène, dans le New-Jersey (COOKE 1959, p. 2).

Au Miocène, époque pour laquelle GREGORY (1892) a examiné particulièrement son hypothèse, de même qu'au Pliocène, cet auteur conclut à son rejet. En effet le groupe d'espèces affines, de part et d'autre de l'Atlantique, disparaît aux latitudes septentrionales (Bretagne, Caroline du Sud), où il est remplacé par des faunes de caractère différent. On peut ajouter à cela que le climat, sensiblement moins chaud qu'à l'Eocène, aurait difficilement permis une telle extension vers le nord de formes subtropicales. C'est aussi l'opinion retenue par EASTON (1960, p. 655). GREGORY (1892, p. 106) suggère qu'une zone de mer peu profonde à travers l'Atlantique moyen a réalisé une communication entre les deux domaines.

Celle-ci pourrait avoir existé à l'Oligocène. Certains auteurs admettent même la possibilité d'un isthme entre l'Afrique et l'Amérique du Sud, ayant permis le passage de faunes terrestres ou d'eau douce (TERMIER et TERMIER 1952b, p. 583 ; FURON 1959, p. 262 et 311), bien que l'hypothèse du « pont des porcs-épics » semble aujourd'hui abandonnée.

Un des faits marquants de la répartition géographique des Echinolampes, aux diverses époques géologiques aussi bien qu'à l'époque actuelle, est leur absence à peu près complète sur le versant occidental de l'Amérique. MORTENSEN (1948b, p. 268) y signalait une seule espèce, *E. atascaderensis* Brighton, de l'Eocène du nord-ouest du Pérou. Celle-ci est malheureusement assez mal connue et il pourrait s'agir plutôt d'un représentant du genre *Rhyncholampas*. Plus récemment il a été décrit un *Echinolampas sp.* (?) (DURHAM 1950), provenant du Pliocène inférieur de Basse Californie. Ici aussi il y a lieu de faire des réserves sur la détermination, trop douteuse pour être retenue.

Comment expliquer cette absence d'*Echinolampas* sur les côtes orientales du Pacifique ? On sait qu'à certaines époques du Tertiaire il

Source : MNHN, Paris

a existé une communication directe avec l'Océan Atlantique, dans la région de l'Amérique Centrale (Ekman 1953, p. 37). A l'Oligocène le genre est signalé à Panama (*E. semiorbis*), au Miocène (étage indéterminé) au Costa-Rica (*E. woodringi*). Apparemment rien ne pouvait empêcher sa propagation vers l'ouest. D'autres Echinodermes sont communs aux côtes atlantique et pacifique de l'Amérique tropicale. Ils sont considérés comme remontant à l'époque où l'isthme de Panama n'était pas encore formé. La communication marine, ayant moins modifié la faune d'eau profonde que la faune littorale (« shelf fauna »), a dû être généralement peu profonde (Ekman 1953, p. 37).

Du côté de l'est le genre *Echinolampas* ne semble pas avoir dépassé 170° de longitude E (îles Marshall) et n'avoir jamais traversé le Pacifique central. Selon l'hypothèse envisagée plus haut (p. 219), il pourrait n'être parvenu aussi loin de son berceau qu'à l'époque actuelle. Mais d'après une opinion inverse on peut admettre que, comme beaucoup d'organismes, il a sans doute été arrêté par la région d'eau profonde, sans îles, qui constitue la barrière pacifique est.

E) EXTENSION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE DES ESPÈCES

Jusqu'ici on a envisagé la répartition du genre. Il convient d'étudier aussi celle des espèces constitutives. A la vérité beaucoup d'entre elles ont une extension réduite, mais aussi bien dans le sens vertical (dans le temps) que dans le sens horizontal (dans l'espace), ce qui limite leur emploi comme fossiles caractéristiques. Cependant certaines d'entre elles ont servi à définir des niveaux stratigraphiques. *E. calvimontana* est considéré comme un fossile de zone pour le Lutétien inférieur (1) dans le bassin de Paris (Abrard 1925, p. 207). De même, dans l'Est Constantinois (Djebel Dekma, Algérie) et dans l'Atlas tunisien oriental, *E. goujoni*, caractéristique du Lutétien supérieur, fournit un excellent repère (Castany 1951, p. 290). Dans le nord-est du Japon, *E. yoshiwarai* est un fossile index pour le Miocène moyen (Morishita 1960). Dans tous ces cas les espèces n'ont pas une très large extension géographique et ne permettent pas de corrélations à longue distance. D'autres, qui sont plus largement répandues, s'étendent sur plusieurs étages : par exemple *E. hemisphaerica*, qui existe dans tout le bassin méditerranéen, au Burdigalien, à l'Helvétien et au Tortonien.

A propos des faunes d'Oursins des calcaires de Blaye et de Saint-Palais, Abrard (1931, p. 13) faisait de grandes réserves sur la valeur stratigraphique de ces fossiles. Cependant quelques-uns d'entre eux permettent de nuancer ce jugement, par exemple *E. suessi*. On le trouve dans le Lutétien en Espagne (province d'Alicante), en Italie du nord (Vicentin, Frioul), en Istrie, en Dalmatie, en Carinthie et en Hongrie. *E. cherichirensis* aussi peut être considéré comme un assez bon fossile.

(1) Récemment Blondeau et Cavelier (1962) admettent que la zone III, à *E. calvimontana*, inaugure le Lutétien supérieur.

Source : MNHN, Paris

Il associe en effet à une vaste répartition, dans le bassin méditerranéen, un âge sensiblement constant. Il est connu de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie) à la Perse, en passant par la Libye et l'Egypte. Il est caractéristique de l'Oligocène. *E. jacquemanti*, au Miocène, se rencontre en Inde, en Perse et en Birmanie, et vers l'est à Formose, vers l'ouest en Somalie et au Mozambique, et probablement au Zululand. Malheureusement, les étages de ses divers gisements ne sont pas toujours connus avec une précision suffisante. Cette répartition offre une certaine ressemblance avec celle de l'actuel *E. ovata*, répandu dans la zone tropicale de l'Océan Indien, de l'île Maurice à la côte nord-ouest de l'Australie, en passant par la Mer Rouge (golfe de Suez) et Ceylan. Cela représente une bonne partie de la grande province faunique de l'Indo-Pacifique occidental (« Indo-West Pacific »), qui s'étend jusqu'aux îles Hawaï.

Comme l'écrivait A. Agassiz (1872-1874, p. 208), le courant équatorial indo-pacifique a été le principal agent de la vaste extension géographique de nombreuses espèces, parmi lesquelles *E. ovata*. Une explication semblable peut être proposée en ce qui concerne *E. jacquemonti*. D'ailleurs certains auteurs admettent une parenté très proche entre les deux espèces. Cependant on doit toujours se montrer assez réservé dans l'assimilation entre formes actuelles et fossiles, en raison de la différence des critères spécifiques utilisés (pédicellaires) (Ekman 1953, p. 201). *E. alexandri* actuel a une répartition encore plus vaste. Il se rencontre dans la plus grande partie de l'Indo-Pacifique occidental, de l'île Maurice aux îles Marshall, en passant par la Mer Rouge, les Indes et l'archipel malais.

Malgré les exemples précédents, un des caractères des espèces du genre *Echinolampas* est leur endémisme marqué. *E. calvimontana*, du bassin de Paris, cité plus haut, en est un cas typique. En effet de riches faunes d'Oursins existent, à la même époque, dans le sud-ouest de la France. Elles comportent aussi des Echinolampes, mais appartenant à des espèces différentes et qui, généralement, ne se retrouvent pas d'un bassin sédimentaire à un autre. Abrard (1925, p. 324) était enclin à voir en *E. calvimontana* « une race spéciale au bassin de Paris, car il a de très grands rapports avec certaines espèces méridionales et la différence de climat peut suffire à expliquer la différenciation des formes ». Fabre (1939, p. 274-275) en faisait même une espèce représentative d'*E. archiaci*, du Lutétien de Saint-Palais (Charente-Maritime). De fait, il semble bien avoir existé dès cette époque des provinces biogéographiques distinctes, septentrionale et méditerranéenne, comme le notait Stefanini (1924, p. 829). Ceci expliquerait l'absence, ou la grande rareté, des formes d'Echinolampes communes entre le nord de la France d'une part et le sud-ouest de l'autre. Parmi celles-ci, on peut mentionner *E. heberti* Cotteau 1862 (*non* 1889-1894), qui se rencontre typiquement dans la Manche et la Loire-Atlantique, mais aussi en Seine-et-Oise (à Saillancourt), d'après l'un des spécimens décrits sous le nom d'*E. dallfusi* par Cotteau (1889-1894), et peut-être dans l'Eure (à Venables), d'après un exemplaire de la collection Cotteau. Cet *E. heberti* présente des affinités avec *E. cotteaui* de Saint-Palais.

Au Miocène, on ne trouve aucune espèce d'*Echinolampas* commune entre la province méditerranéenne et la province septentrionale (ou

Source : MNHN, Paris

celtique), représentée par les golfes bretons (Anjou et Bretagne), où le genre prospérait cependant à l'Helvétien, avec *E. dinanensis*, *E. dumasi*, *E. soyei*. Au contraire, dans le bassin d'Aquitaine, *E. hemisphaerica*, si répandu dans tout le bassin méditerranéen, était présent. De même au Pliocène *E. subrostrata*, du Suffolk, n'a pas d'équivalent dans la province méditerranéenne.

En dehors des deux provinces précédemment définies, il en a existé d'autres au cours du Tertiaire. A l'Eocène Fourtau (1908 p. 153, 1909, p. 170) signale les affinités entre les faunes d'Oursins de l'Egypte et de l'Inde. Il n'y a pas d'espèces d'Echinolampes communes, mais, au Lutétien, des rapports très étroits existent entre *E. alta*, du Kutch, et *E. fraasi*, d'Egypte, du Sinaï et de Somalie, ce qui incite à considérer l'un des deux comme une espèce représentative de l'autre. De plus une forme du Sind occidental, *E. nummulitica*, a été retrouvée récemment en Libye (Syrte) (1). Dans une région assez voisine, l'Anatolie occidentale, au contraire, les affinités de la faune lutétienne sont essentiellement avec l'Europe, et notamment l'Europe occidentale (Roman 1961, p. 522). Ces faits sont en accord avec l'idée de l'existence d'une province indo-érythréenne à cette époque de l'histoire de la Terre (Termier et Termier 1952b, p. 573).

Au Miocène, selon Stefanini (1924, p. 139), était individualisée une province indo-pacifique, commençant à l'ouest en Arabie du sud et en Inde, tandis que la province méditerranéenne comprenait à l'est l'Egypte, l'Asie mineure et l'ouest de la Perse (Louristan). La répartition de certains Echinolampes semble cadrer avec ce schéma. En effet les *Hypsoclypus* sont limités au bassin méditerranéen ; ils sont inconnus au-delà de l'Anatolie orientale. De même *E. hemisphaerica* ne dépasse pas vers l'est les régions d'Antioche et d'Alep. Inversement *E. jacquemonti*, qui est caractéristique de la province indo-pacifique, et dont la répartition a été donnée plus haut, a été trouvé dans le Zagros, au sud-ouest de la Perse, mais pas plus loin vers l'ouest.

Si on embrasse par la pensée l'ensemble des espèces d'*Echinolampas* et qu'on considère leur extension stratigraphique, on constate que relativement peu d'entre elles dépassent les limites d'un étage. A l'intérieur de celles-ci, les espèces n'ont pas nécessairement vécu pendant tout l'âge correspondant. Malheureusement les renseignements manquent sur ce point, ce qui est souvent dû au caractère endémique des espèces, empêchant les recoupements. On ne connaît donc presque jamais leur durée d'existence exacte. Pour l'ensemble des Oursins, Ekman (1953, p. 201) admet une durée moyenne des espèces de quelques millions d'années, au plus quatre à six millions d'années. Les très nombreuses formes ayant vécu à l'Eocène moyen conduisent à des nombres maximaux de cet ordre de grandeur, puisque le Lutétien dans son entier aurait duré sept millions d'années (selon Kulp 1961). Au contraire *E. hemisphaerica*, qui a vécu depuis le Burdigalien jusqu'au Tortonien, doit avoir eu une longévité à peu près double.

---

(1) Spécimen communiqué par Mme Arnould-Saget.

Source : MNHN, Paris

Résumé. — L'origine du genre *Echinolampas* remonte au Paléocène, avec *E. hanguensis*, du Pakistan nord. A l'Yprésien huit espèces sont connues, en Egypte, au Maroc et à Madagascar. A l'Eocène moyen se produit une explosion de formes : 101 espèces, dans les régions les plus diverses, mais spécialement dans le bassin méditerranéen. Une nouvelle expansion du genre se produit à l'Oligocène et surtout au Miocène. Le Pliocène voit un brusque déclin (six espèces). L'époque actuelle semble relativement riche (quatorze espèces, à peu près intertropicales).

Le nombre total d'espèces se monte à 314. Par million d'années, on compte environ quatorze espèces à l'Eocène moyen, cinq à l'Oligocène, huit au Miocène, une au Pliocène.

L'apogée du genre à l'Eocène moyen, dans le bassin méditerranéen, suivi de son déclin au Néogène supérieur, semble s'expliquer par des facteurs climatiques, eux-mêmes en relation avec les faits paléogéographiques (communication de la Mésogée avec l'Océan Indien).

L'aire de répartition du genre n'a pas été maximale à l'Eocène moyen. Il y a à cela des causes paléogéographiques, mais le temps nécessaire à la propagation du genre intervient aussi.

La présence d'*E. subrostrata* dans le Coralline Crag (Pliocène) du Suffolk est surprenante. Celle d'*E. hoffmanni* dans la Méditerranée au Sicilien s'explique plus facilement.

A l'époque actuelle, *E. sternopetala* dans l'hémisphère nord (Japon) et *E. crassa* dans l'hémisphère sud (Afrique du Sud) atteignent d'assez hautes latitudes (35°). Cela s'explique par l'influence de courants chauds.

Des rapports plus ou moins étroits ont existé, à diverses époques, entre les faunes d'Oursins d'Amérique et d'Europe. Les Echinolampes en fournissent des exemples. A. Agassiz a depuis longtemps voulu expliquer ces affinités par le transport des larves pluteus par les courants. Gregory examinait l'hypothèse d'une migration le long des côtes septentrionales de l'Atlantique. Celle-ci n'est peut-être pas impossible à l'Eocène. A l'Oligocène, on envisage plutôt une communication entre l'Afrique et l'Amérique du Sud, par une zone de mer peu profonde (ou un isthme) à travers l'Atlantique moyen.

L'absence d'*Echinolampas* sur le versant pacifique de l'Amérique semble difficilement explicable, puisqu'il a existé une communication marine dans la région de l'Amérique Centrale, le genre ne pouvant arriver que par l'est.

Les Echinolampes fournissent parfois de bons fossiles, mais de répartition peu étendue (*E. calvimontana*, *E. goujoni*,...). *E. cherichirensis*, à l'Oligocène, occupe une aire assez vaste, de même qu'*E. jacquemonti* au Miocène. Ce dernier, de même que l'*E. ovata* et l'*E. alexandri* récents, couvre une bonne partie de l'actuelle province faunique de l'Indo-Pacifique occidental. Cette répartition serait due au courant équatorial indo-pacifique.

Les Echinolampes, par leur endémisme, manifestent l'existence de provinces biogéographiques. En Europe occidentale, à l'Eocène moyen et au Miocène, une province septentrionale (ou celtique) s'oppose à une province méditerranéenne ; dans le proche et le moyen Orient, à l'Eocène, s'individualise une province indo-érythréenne ; au Miocène, une province indo-pacifique se distingue de la province méditerranéenne.

La longévité des espèces d'*Echinolampas* est mal connue. Elle pourrait atteindre environ dix millions d'années (?) dans le cas d'*E. hemisphaerica* (Burdigalien-Tortonien).

Source : MNHN, Paris

IV. — TABLEAUX DE RÉPARTITION

Pour donner, à l'appui du chapitre précédent, une vue synoptique du genre *Echinolampas*, aux points de vue stratigraphique et géographique, on a groupé, dans les tableaux successifs XX à XXVII ci-après, les espèces des différents étages du Tertiaire, du Quaternaire et de l'époque actuelle (lorsque leur niveau stratigraphique est suffisamment bien connu).

Dans chaque tableau, les espèces sont énumérées d'abord par sous-genres (sous-genre nominatif, *Conolampas* (C.), *Hypsoclypus* (H.)), puis dans l'ordre alphabétique, pour des raisons de commodité. La répartition géographique est présentée sous la forme d'une revue des divers pays considérés, en allant d'ouest en est et du nord au sud (les différents continents sont séparés par un trait vertical gras). Lorsqu'une espèce se rencontre dans plusieurs étages successifs, ce qui se produit notamment au Miocène, elle figure dans les différents tableaux correspondants, avec un renvoi des uns aux autres (dernière colonne de droite).

Les abréviations utilisées sont expliquées en tête de chaque tableau, quoique beaucoup soient communes à plusieurs tableaux : ainsi « x » signifie toujours que le niveau stratigraphique est incertain, « ? » que la détermination de l'échantillon envisagé est incertaine.

Dans chaque tableau, les abréviations sont toujours expliquées dans l'ordre de la superposition des couches correspondantes. On énonce d'abord le niveau inférieur de l'étage considéré, puis cet étage pris dans son ensemble (ou sans précision de niveau), ensuite le niveau supérieur. Exemple : dans le tableau « Eocène moyen », i = niveau inférieur (ou Lutétien inférieur) ; L = Eocène moyen sans précision (ou Lutétien indéterminé) ; S = niveau supérieur (ou Lutétien supérieur).

Cependant les symboles relatifs aux étages autres que l'étage considéré (dernière colonne de droite) sont énumérés en dernier lieu, toujours dans l'ordre stratigraphique. Exemple : dans le tableau « Eocène moyen », Ei = Eocène inférieur ; ES = Eocène supérieur.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XX. Eocène inférieur

Abréviations. — p = Paléocène ; Ei = Eocène inférieur indéterminé ; Y = Yprésien ; x = niveau incertain ; ? = détermination incertaine ; Em = Eocène moyen.

N. B. — Paléocène est employé ici dans le sens de partie de l'Eocène inférieur antérieure à l'Yprésien.

	Maroc S	Sahara E	Egypte	Madagascar	Pakistan N	Autre étage
bothriopygoides	Y					Em
esnehensis			Ei			
farafrahensis			Y			
globulus amygdalina			Y			
hanguensis					p	
humei			Y			
macrostoma		?				Em
menchikoffi			x			
parvula				Y		
prostoma			Ei			
valettei				Y		

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXI. Eocène moyen

ABRÉVIATIONS. — i = Lutétien inférieur; L = Lutétien indéterminé; S = Lutétien supérieur; x = niveau incertain; ? = détermination incertaine; El = Eocène inférieur; ES = Eocène supérieur.

N. B. — Dans la liste des pays, l'Ile de Rhodes a été rattachée à l'Asie.

	Caroline du N	Cuba et Jamaïque	Espagne E et Majorque	France SW et W	Aude et Hérault	Bassin parisien + Cotentin	Belgique et Mt Cassel	Alpes suisses	Alpes bavaroises	Corinthie	Italie NE	Monte Gargano	Sicile	Istrie	Dalmatie	Slovaquie	Hongrie
aequidilatata aequivoca affinis africana aliena							S		L		L						i
almerai alta altissima amygdala anceps		L	x														
angustifolia appendiculata archiaci aschersoni ataxensis	L		?	L	i												
baldacii berticherensis biarritzensis biaviensis botellai			x	L S		i							L				
bothriopygoides brachytona burdigalensis calvimontana caranoi		L		L		i											
clarki cotteaui crameri curta cuvillieri		L		i							L L						
damesi degregorioi dilatata distefaniana dollfusi						i		S		L		L	L				L

	Transylvanie	Bulgarie et Thrace	Crimée	Maroc	Sénégal	Angola sud	Tunisie + E Constantinois	Libye	Egypte et Sinaï	Somalie	Madagascar	Rhodes	Anatolie	Iran	Oman et Bahrein	Sind et Kutch	Autre étage	
aequidilatata aequivoca affinis africana aliena	L						S	L	L							S		aequidilatata aequivoca affinis africana aliena
almerai alta altissima amygdala anceps					i				L							S		almerai alta altissima amygdala anceps
angustifolia appendiculata archiaci aschersoni ataxensis								L	L	?						S	ES	angustifolia appendiculata archiaci aschersoni ataxensis
baldacii berticherensis biarritzensis biaviensis botellai		?																baldacii berticherensis biarritzensis biaviensis botellai
bothriopygoides brachytona burdigalensis calvimontana caranoi		?		L						L							El	bothriopygoides brachytona burdigalensis calvimontana caranoi
clarki cotteaui crameri curta cuvillieri					L			x									ES ES	clarki cotteaui crameri curta cuvillieri
damesi degregorioi dilatata distefaniana dollfusi	L	?											L			S		damesi degregorioi dilatata distefaniana dollfusi

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXI

Abréviations. — i = Lutétien inférieur ; S = Lutétien supérieur ; x = niveaux ; ? = détermination incertaine ; Ei = Eocène inférieur ; ES = Eocène supérieur.

N. B. — Dans la liste des pays, l'île de Rhodes a été rattachée à l'Asie.

Eocène moyen (suite)

	Caroline du N	Cuba et Jamaïque	Espagne E et Majorque	France SW et W	Aude et Hérault	Bassin parisien + Cotentin	Belgique et Mt Cassel	Alpes suisses	Alpes bavaroises	Carinthie	Italie NE	Monte Gargano	Sicile	Istrie	Dalmatie	Slovaquie	Hongrie	Transylvanie	Bulgarie et Thrace	Crimée	Maroc	Sénégal	Angola sud	Tunisie + E Constantinois	Libye	Egypte et Sinaï	Somalie	Madagascar	Rhodes	Anatolie	Iran	Oman et Bahreïn	Sind et Kutch	Autre étage	
dorsalis dowsoni dubaleni duncani duponti				L L			S																			i			?	?			i		dorsalis dowsoni dubaleni duncani duponti
ellipsoidalis elliptica eocenica escheri eurysoma		L	i	L	i			L L L	L L	L							L	?															ES	ellipsoidalis elliptica eocenica escheri eurysoma
feddeni feiranensis fraasi gignouxi globulus (et ES) goujoni greeni											L	L		x										S	L x	L L	L	S		x			S	Ei	feddeni feiranensis fraasi gignouxi globulus (et ES) goujoni greeni
grossouvrei haimei heberti heteropora hovelacquei			i	L		L			L																					L	L		S		grossouvrei haimei heberti heteropora hovelacquei
hungarica inaequilios insignis jacquoti juveniilis				L	i											L			?														S S		hungarica inaequilios insignis jacquoti juveniilis
kachensis lagoi lehoni lepadiformis lepsiusi							S				L L																						S i		kachensis lagoi lehoni lepadiformis lepsiusi

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXI

Eocène moyen (suite)

Abréviations. — i = Lutétien inférieur ; L = Lutétien indéterminé ; S = Lutétien supérieur ; x = niveau incertain ; ? = détermination incertaine ; Ei = Eocène inférieur ; ES = Eocène supérieur.

N. B. — Dans la liste des pays, l'île de Rhodes a été rattachée à l'Asie.

	Caroline du N	Cuba et Jamaïque	Espagne E et Majorque	France SW et W	Aude et Hérault	Bassin parisien + Cotentin	Belgique et Mt Cassel	Alpes suisses	Alpes bavaroises	Carinthie	Italie NE	Monte Gargano	Sicile	Istrie	Dalmatie	Slovaquie	Ukraine	Transylvanie	Bulgarie et Thrace	Crimée	Maroc	Sénégal	Angola sud	Tunisie + E. Constantinois	Libye	Egypte et Sinaï	Somalie	Madagascar	Rhodes	Anatolie	Iran	Oman et Bahrein	Sind et Kutch	Autre étage	
leymeriei libyca linaresi luciani lycopolitana macphersoni macrostoma mariol		L	i L x	L	i					S				L					?			L			L	i				?				Ei	leymeriei libyca linaresi luciani lycopolitana macphersoni macrostoma mariol
mattseeensis mediana migliorinii miniehensis mokattamensis									L L																	L L			L						mattseeensis mediana migliorinii miniehensis mokattamensis
morgadesi nummulitica omanensis osiris ovalis			L																						x	L L			L	x		L	i	ES	morgadesi nummulitica omanensis osiris ovalis
perrieri pharaonum praedensa rogeri rostrata						i																L				L L ?				?	L			ES	perrieri pharaonum praedensa rogeri rostrata
rotunda sandiegensis silensis sindensis stellifera		L	L	S				S	S									?												x		x	i S		rotunda sandiegensis silensis sindensis stellifera
studeri subconica subcylindrica submucleus suessi			L L					L L	L	L L	L L			L L	L		L	?	L	L						L			L	L			i	ES	studeri subconica subcylindrica submucleus suessi

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXI — Eocène moyen (fin)

ABRÉVIATIONS. — i = Lutétien inférieur ; . = Lutétien indéterminé ; S = Lutétien supérieur ; x = niveau ncertain ; ? = détermination incertaine ; El = Eocène inférieur; ES = Eocène supérieur.

N. B. — Dans la liste des pays, l'île de Rhodes a été rattachée à l'Asie.

	Caroline du N	Cuba et Jamaïque	Espagne E et Majorque	France SW et W	Aude et Hérault	Bassin parisien + Corbières	Belgique et Mt Cassel	Alpes suisses	Alpes bavaroises	Carinthie	Italie NE	Monte Gargano	Sicile	Istrie	Dalmatie	Slovaquie	Ukraine	Transylvanie	Bulgarie et Thrace	Crimée	Maroc	Sénégal	Angola sud	Tunisie + E Constantinois	Libye	Egypte et Sinaï	Somalie	Madagascar	Rhodes	Anatolie	Iran	Oman et Bahrein	Sind et Kutch	Autre étage	
tumidopetala venzoi veronensis vicaryi vidali			x								L															L			L				x		**tumidopetala venzoi veronensis vicaryi vidali**
sp. (DARTEVELLE) 1953																						L													sp. (DARTEVELLE) 1953
Addendum																	L																		
platela rombellipsoidalis		x																																	**platela rombellipsoidalis**

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXII. Eocène supérieur

ABRÉVIATIONS. — l = Lédien ; E = Eocène supérieur indéterminé ; L = Ludien ; x = niveau incertain ; ? = détermination incertaine ; Em = Eocène moyen ; O = Oligocène.

N. B. — Lédien et Ludien sont employés, respectivement, dans le sens de partie inférieure et de partie supérieure de l'Eocène supérieur (GRONOUX 1950).

	Caroline du N	Petites Antilles	Aragon	France SW	France SE	Piémont	Toscane	Vicentin-Vénétie	Istrie	Prusse orientale	Hongrie	Transylvanie	Bulgarie du S	Libye	Egypte	Anatolie	Autre étage
alntabensis																E	
antillarum		E															
appendiculala	E																Em
beaumontl					E	E		E					x				
benoistl				E													
cachaouensis				L										E			
chiesai														E			
erameri															E		
curta			E		E			x			l	E					Em
gigantea																	
globulus								E	x					E	E	x	Em
hydrocephala								E									
Istriana									l								
justinae								E									
lesparrensis				l													
moelehensis				E										E	E		
nucleus				E				?							E	x	Em
ovalis															E		
perrieri				?	E		x	E					x			?	Em
polila																	
posagnensis								E						E	E		
protaeus								E									
subaffinis								E					x			x	O
ventiensis					l												
zignoi								E									
zlatarskii													E				
sp. *(subsimilis* Noetling)										E							

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXIII

Oligocène

Abréviations. — i = Oligocène inférieur; O = Oligocène indéterminé; S = Oligocène supérieur; A = Aquitanien; x = niveau incertain; ? = détermination incertaine; ES = Eocène supérieur; B = Burdigalien.

N. B. — L'Aquitanien est placé à la suite de l'Oligocène.

	Mexique	Mississipi, Alabama	Cuba	Jamaïque	Panama	Porto-Rico	Petites Antilles	Province d'Alicante	France SW	Piémont, Ligurie	Vicentin + Vénétie + Protilis	Westphalie	Hongrie	Indonésie du S	Malte	Rif oriental	Algérie W	Tunisie	Libye	Somalie	Tanganyika	Syrie	Iran	Sind W	Bornéo	Australie du S + Tasmanie	Autre étage	
aldrichi bathystoma bononii cassinellensis cavalonensis		S				O				A S	S S S A																	aldrichi bathystoma bononii cassinellensis cavalonensis
cepa cherichirensis circularis conica clypeolus			S								A			?		O O	O i	i	i				x					cepa cherichirensis circularis conica clypeolus
delorenzoi difficilis discoidea discus dispar											A								A	O	S	O		O S	O		B	delorenzoi difficilis discoidea discus dispar
florescens globulosa kleini kugleri lucentina			S				S	x				S					S											florescens globulosa kleini kugleri lucentina
lycopersica mexicana montevialensis morgani	x		S	x		O	x				i															x	B	lycopersica mexicana montevialensis morgani
moronensis oligocena orcagnana paragoga parolinii			S	x							A O		O															moronensis oligocena orcagnana paragoga parolinii
placenta plesiobathystoma posterocrassa posteroiata radakensis													i		A									O O		x	B	placenta plesiobathystoma posterocrassa posteroiata radakensis

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXIII. — Oligocène (fin)

ABRÉVIATIONS. — I = Oligocène inférieur; O = Oligocène indéterminé; S = Oligocène supérieur; A = Aquitanien; x = niveau incertain; ? = détermination incertaine; ES = Eocène supérieur; B = Burdigalien.

N. B. — L'Aquitanien est ici placé à la suite de l'Oligocène.

	Mexique	Mississipi, Alabama	Cuba	Jamaïque	Panama	Porto-Rico	Petites Antilles	Province d'Alicante	France SW	Piémont, Ligurie	Vicentin + Véronèse + Trentin	Westphalie	Hongrie	Bulgarie du S	Malte	Rif oriental	Algérie W	Tunisie	Libye	Somalie	Tanganyika	Syrie	Iran	Sind W	Bornéo	Australie du S + Tasmanie	Autre étage	
rollandi sanchezi santaclarae scurellensis semiorbis			S O x		O	S	x				S							i									B	rollandi sanchezi santaclarae scurellensis semiorbis
sladeni subaffinis subelliptica subquadrata subsimilis									O		i A		i											O			ES	sladeni subaffinis subelliptica subquadrata subsimilis
sulcata tenuipetala torrensi tumida zovizzana			S S								O						O	?						O				sulcata tenuipetala torrensi tumida zovizzana
Addendum																												
camagueyensis castroi maresi mestrei munozi umbella vilanovai zanoni			S S S S					A									S		A									camagueyensis castroi maresi mestrei munozi umbella vilanovai zanoni

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXIV.

Burdigalien

ABRÉVIATIONS. — B = Burdigalien ; x = niveau incertain ; ? = détermination incertaine ; O = Oligocène ; A = Aquitanien ; V = Vindobonien ; R = récent (époque actuelle).

N. B. — Dans la liste des espèces : (C.) = sous-genre *Conolampas* ; (H.) = sous-genre *Hypsoclypus*.

	Cuba	Costa-Rica	Petites Antilles	Brésil nord	Portugal	Province de Barcelone	Bordelais	France SE + Bassin du Rhône	Jura suisse	Corse	Sardaigne	Vicentin et Véronèse	Calabre	Malte	Bassin de Vienne	Maroc W	Algérie
abreviata																	B
acuminata																	
ampla																	
angulata																	
barcinensis						x		B									
calarensis											x						
cartenniensis																	
clauda																	B
complanata																	B
concava																	
cremai																	
discus												B					
flexuosa																	
francel								B									
gigas	B																B
guebhardi								x									B
heinzi																	B
hemisphaerica	?				B		B	B					B				B
icosiensis																	B
inaequalis																	
indica																	
jacquemonti																	
junasensis (1)								B									
lycopersica	x		x														
manzonii														B			
oliverai				B													
orlebari																	
ovata																	
paraensis				B													
parmularia								B									
placenta																	
pseudoangulata											x						
pyguroides																	
pyramidalis																	B
richardi								B							?		

	Tunisie	Libye	Egypte	Zanzibar	Mozambique S	Zululand	Anatolie	Syrie et Hatay	Irak N	Iran NW	Sind W et Kutch	Birmanie	Java	Formose	Australie NW	Mariannes	Autre étage	
abreviata	B	B	B				B										V	**abreviata**
acuminata			?				?										V	**acuminata**
ampla							B	B									V	**ampla**
angulata																	V	**angulata**
barcinensis																	V	**barcinensis**
calarensis																	V	**calarensis**
cartenniensis																		**cartenniensis**
clauda										x				B				**clauda**
complanata														B			V	**complanata**
concava																		**concava**
cremai																		**cremai**
discus		B															A	**discus**
flexuosa																		**flexuosa**
francel																		**francel**
gigas																		**gigas**
guebhardi																		**guebhardi**
heinzi		B					?										V	**heinzi**
hemisphaerica		B					B										V	**hemisphaerica**
icosiensis																		**icosiensis**
inaequalis																		**inaequalis**
indica					B	?					B							**indica**
jacquemonti											B	x		x			V	**jacquemonti**
junasensis (1)																		**junasensis (1)**
lycopersica																	O	**lycopersica**
manzonii																	V	**manzonii**
oliverai																		**oliverai**
orlebari		?	B										?				V	**orlebari**
ovata																	R	**ovata**
paraensis																		**paraensis**
parmularia																	V	**parmularia**
placenta									?								O	**placenta**
pseudoangulata																		**pseudoangulata**
pyguroides	B						B	B										**pyguroides**
pyramidalis		?					?	?									V	**pyramidalis**
richardi																		**richardi**

(1) Intercaler ici *E. letourneuxi* (v. fin du tableau).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXIV. – Burdigalien (fin)

ABRÉVIATIONS. — B = Burdigalien ; x = niveau incertain ; ? = détermination incertaine ; O = Oligocène ; A = Aquitanien ; V = Vindobonien ; R = récent (époque actuelle).

N. B. — Dans la liste des espèces : (C.) = sous-genre *Carolampas* ; (H.) = sous-genre *Hypsoclypus*.

	Cuba	Costa-Rica	Petites Antilles	Brésil nord	Portugal	Province de Barcelone	Bordelais	France SE + Bassin du Rhône	Jura suisse	Corse	Sardaigne	Vicentin et Vénétie	Calabre	Malte	Bassin de Vienne	Maroc W	Algérie	Tunisie	Libye	Egypte	Zanzibar	Mozambique S	Zululand	Anatolie	Syrie et Hatay	Irak N	Iran NW	Sind W et Kutch	Birmanie	Java	Formose	Australie NW	Marianes	Autre étage	
savini			x					B																									V	savini
scutiformis								B	B	B											B		?	?				B					O	scutiformis
semiorbis																																		semiorbis
sphaeroidalis																																		sphaeroidalis
tagliaferroi														B																				tagliaferroi
thomasi																	B																	thomasi
westraliensis																															B			westraliensis
woodringi		x																																woodringi
wynnei																																		wynnei
zeitensis																				x								B					V	zeitensis
sp. (COOKE 1957)																		B														B		sp. (COOKE 1957)
letourneuxi (1)																			B														V	letourneuxi (1)
deserticus (H.)																			B				B										V	deserticus (H.)
doma (H.)														B		B	B																V	doma (H.)
liae (H.)																																		liae (H.)
lucae (H.)								B											B				B										V	lucae (H.)
montesiensis (H.)																																	V	montesiensis (H.)
plagiosomus (H.)								B		B																							V	plagiosomus (H.)

(1) L'espèce *letourneuxi* est à intercaler dans les *Echinolampas s. str.*

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXV. — Vindobonien

ABRÉVIATIONS. — H = Helvétien ; V = Vindobonien indéterminé ; T = Tortonien ; x = niveau indéterminé ; ? = détermination incertaine ; B = Burdigalien.
N. B. — Dans la liste des espèces : (C.) = sous-genre *Conolampas* ; (H.) = sous-genre *Hypsoclypus*.

	Cuba	Costa-Rica	Venezuela	Portugal	Espagne SE	Baléares	Bretagne et Anjou	Bordelais et Landes	Bassin du Rhône + Vence	Piémont	Corse	Sardaigne	Italie moyenne + Pianosa	Italie du sud	Sicile	Malte	Styrie	Bassin de Vienne	Yougoslavie	Slovaquie	Hongrie	Podolie	Roumanie	Maroc N	Algérie	Libye	Egypte	Anatolie	Syrie, Hatay et Liban	Iran	Java et Madura	Japon	Tasmanie	Autre étage	
acuminata airaghii ampla angulata angustipetala										H		V	V		V							V				H	H	?					B B B	acuminata airaghii ampla angulata angustipetala	
atropha barcinensis bredeahensis calarensis canavarii				V		H				H		x			V				V		T	V V	T		V				H				B B	atropha barcinensis bredeahensis calarensis canavarii	
chelone complanata conoidea contli dacica													H						T		V			H				V				B	chelone complanata conoidea contli dacica	
deshayesi dinanensis dumasi elevata heinzi					?		H H													?	?		T	V			?			V		B	deshayesi dinanensis dumasi elevata heinzi	
hemisphaerica italica jacquemonti lorioli lovisatoi manzonii				H ? ?				H	T	H		H H	H H H					V			T ?	V	T		V	H	V	V	V		V		B B B	hemisphaerica italica jacquemonti lorioli lovisatoi manzonii	
oriebari parmularia paronai peroni pyramidalis													V		V				T			V				H						B B B	oriebari parmularia paronai peroni pyramidalis	
sanmicheli sardiniensis sculiformis soumatensis soyei					H	x				H		H H							?						x H								B	sanmicheli sardiniensis sculiformis soumatensis soyei	

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXV.

Vindobonien (fin)

ABRÉVIATIONS. — H = Helvétien ; V = Vindobonien indéterminé ; T = Tortonien ; x = niveau indéterminé ; ? = détermination incertaine ; B = Burdigalien.

N. B. — Dans la liste des espèces : (C.) = sous-genre *Conolampas* ; (H.) = sous-genre *Hypsoclypus*.

	Cuba	Costa-Rica	Venezuela	Portugal	Espagne SE	Baléares	Bretagne et Anjou	Bordelais et Landes	Bassin du Rhône – Vence	Piémont	Corse	Sardaigne	Italie moyenne et Basilicate	Italie du sud	Sicile	Malte	Styrie
subconoidea tatei transylvanica woodringi wrighti		x									?			x		H	
yoshiwarai oranensis (C.) checchiai (H.) deserticus (H.) doma (H.)															V V		
egregyensis (H.) elegans (H.) fuentesi (H.) hemisphaericus (H.) holguinensis (H.)	V V											V				V	
latus (H.) melitensis (H.) montesiensis (H.) nevianii (H.) pignatarii (H.)												V		V V		V	
plagiosomus (H.) semiglobus (H.) stefanini (H.) subpentagonalis (H.) ugolinii (H.)				T		x		H		H	V	V H	H V			V	x
vadaszi (H.) vicinoconoideus (H.) wiedenmayeri (H.)			V														
Addendum percrassa																	

	Bassin de Vienne	Yougoslavie	Slovaquie	Hongrie	Pologne	Roumanie	Maroc N	Algérie	Libye	Egypte	Anatolie	Syrie, Hatay et Liban	Iran	Java et Madura	Japon	Tasmanie	Autre étage
subconoidea tatei transylvanica woodringi wrighti		V		V												x	subconoidea tatei transylvanica woodringi wrighti
yoshiwarai oranensis (C.) checchiai (H.) deserticus (H.) doma (H.)		?			V		x	T	V			V			V		B B yoshiwarai oranensis (C.) checchiai (H.) deserticus (H.) doma (H.)
egregyensis (H.) elegans (H.) fuentesi (H.) hemisphaericus (H.) holguinensis (H.)				T V													egregyensis (H.) elegans (H.) fuentesi (H.) hemisphaericus (H.) holguinensis (H.)
latus (H.) melitensis (H.) montesiensis (H.) nevianii (H.) pignatarii (H.)				V	V			T		V V		H					B latus (H.) melitensis (H.) montesiensis (H.) nevianii (H.) pignatarii (H.)
plagiosomus (H.) semiglobus (H.) stefanini (H.) subpentagonalis (H.) ugolinii (H.)		T		? T	V V					V							B plagiosomus (H.) semiglobus (H.) stefanini (H.) subpentagonalis (H.) ugolinii (H.)
vadaszi (H.) vicinoconoideus (H.) wiedenmayeri (H.)			T	V	V V												vadaszi (H.) vicinoconoideus (H.) wiedenmayeri (H.)
Addendum percrassa				V													percrassa

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XXVI. Pliocène et Pléistocène

Abréviations. — p = Pliocène ; P = Pléistocène ; x = niveau incertain ; ? = détermination incertaine ; R = récent (époque actuelle).

N. B. — Dans la liste des espèces : (H.) = sous-genre *Hypsoclypus*.

	Suffolk	Perpignan	Pianosa	Sicile + Italie S	Cerigo	Rhodes	Cap Juby	Algérie	Tunisie	Égypte	Ile Mombasa	Chypre	Java	Riou-Kiou	Autre étage
algira		?						p							
alexandri													?		R
cytherea					p										
depressa														P?	R
hoffmanni			p	pP		P	p	p	p			x			
meslei									p	p					
subrostrata	p														
woodae											p				
pouyannel (H.)								p							

TABLEAU XXVII. Époque actuelle

Abréviations. — R = récent (époque actuelle) ; B = Burdigallen ; p = Pliocène ; P = Pléistocène.

N. B. — Dans la liste des espèces : (C.) = sous-genre *Conolampas*.

	Provinces (d'après Mortensen 1951, p. 574)														Etage (à l'état fossile)
	ouest indienne	tropicale W africaine	sud africaine	est-indienne				australienne	malaise				japonaise	des Mers du Sud	
	Mer des Antilles	Afrique W. Cameroun	Afrique du Sud	Mer Rouge	Maurice et Amirantes	Maldives et Ceylan	Golfe du Bengale	Australie NW	Sumatra S	Mer de la Sonde	Mer de Soulou	Mer d'Arafura	Mers japonaises	Iles Marshall	
alexandri				R	R		R		R	R				R	p
chuni			R												
crassa	R										R	R	R		P
depressa		R		R	R	R	R	R							B
keiensis									R				R		
koreana											R				
ovata						R					R				
rangi	R														
sternopetala															
sumatrana															
diomedae (C.)															
malayana (C.)															
murrayana (C.)															
sigsbei (C.)															

Source : MNHN, Paris

V. — MODE DE VIE ET ÉCOLOGIE

A) CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LES ÉCHINOLAMPES RÉCENTS

On sait très peu de choses sur les conditions de vie des Echinolampes. Jusqu'à présent, il semble n'avoir jamais été fait d'observations directes sur leur comportement dans leur habitat. Les échantillons récoltés sont soit des tests morts, soit des animaux arrachés brutalement à leur milieu naturel. L'ordre entier des Cassiduloïdes ne fournit pas beaucoup plus de renseignements sur la biologie de ces Oursins (Kier 1962, p. 21). Aussi les données dont on dispose sont-elles très fragmentaires et n'apportent-elles que peu d'éléments de comparaison, pour la compréhension et la reconstitution des conditions de vie passées.

Comme tous les Echinides, les Echinolampes sont des organismes sténohalins poecilosmotiques, c'est-à-dire que, d'une part, leur milieu interne doit rester de concentration saline constante, et que, d'autre part, la pression osmotique de celui-ci dépend de celle de l'eau de mer environnante. Ils sont donc exclusivement marins et n'admettent que très peu de variation dans la teneur en sel de l'eau de mer. Termier et Termier (1952b, p. 137) citent, comme seul Oursin capable de supporter une certaine dilution de celle-ci et de pénétrer dans les estuaires, *Strongylocentrotus intermedius*. Hyman (1955, p. 564) mentionne aussi *S. droebachiensis* ; Pérès (1961, p. 302) indique les *Paracentrotus lividus* nains de l'Etang de Berre, à salinité diminuée.

Un autre caractère des Echinolampes, très général dans la classe à laquelle ils appartiennent, est de posséder une thèque calcaire solide, assez épaisse. On les rencontrera donc dans des mers à pH élevé et sur des fonds riches en carbonates (Termier et Termier 1952b, p. 137). On sait que le gaz carbonique (CO_2) se dissout en plus grande quantité dans les eaux froides que dans les eaux chaudes, ce qui augmente leur acidité (pH moins élevé) et diminue la stabilité des carbonates. Il n'est donc pas étonnant de voir les organismes à tests calcaires, et notamment les Echinolampes, prospérer particulièrement dans les mers chaudes.

D'après la répartition géographique examinée au chapitre précédent, on constate que la température du milieu marin joue un rôle important dans la biologie de ce groupe d'Oursins : on a été amené à expliquer certaines localisations, aux latitudes assez hautes, par l'influence de courants chauds.

La profondeur à laquelle vivent les Echinolampes est aussi vraisemblablement en rapport avec la température des eaux, puisque celle-ci décroît généralement avec la profondeur. Dans l'ensemble, ils se trouvent entre -10 m et -500 m (sous le niveau de la mer). *E. rangi* a été ramené de fonds d'environ 1 600 m (1570 — 1670 m), par un dragage au large du Cap Vert (Mortensen 1927, p. 31), mais de façon exception-

Source : MNHN, Paris

nelle. Ordinairement cette espèce vit entre 10 et 30 mètres (CHERBONNIER 1963, p. 189). Il se peut même qu'elle vive en eau tout à fait peu profonde (« fairly shallow water ») (MORTENSEN 1948b, p. 292). D'autres aussi sont assez littorales : ainsi *E. ovata* (9-75 m), *E. alexandri* (8-365 m), qui sont très répandus dans l'Océan Indien. Le seul Cassiduloïde sur lequel on possède des observations directes, *Rhyncholampas pacifica*, habite de cinq ou six pieds (= 1,50 à 1,80 m) sous le niveau des basses eaux jusqu'à 27 m de profondeur.

La nature du fond intervient évidemment dans le choix du biotope adopté par les Echinides. Un exemple en est fourni par la pauvreté en ces organismes de la côte ouest-africaine, ou Atlantique tropical est. On admet que le fond sableux empêche la formation de récifs coralliens et que le manque de baies rocheuses ou autres irrégularités est défavorable au développement d'une riche faune. Selon MORTENSEN (1948b, p. 267), il est probable que les Echinolampes préfèrent un sol dur, sableux. Cet auteur ajoute que leur intestin renferme un matériel souvent si grossier, qu'il est difficile de comprendre comment ils peuvent l'avaler et comment ils peuvent ensuite s'en débarrasser.

Au cours du présent travail, il a été fait très fréquemment allusion au mode de vie et au comportement supposé des Echinolampes. Comme tous les Oursins, ce sont des animaux benthiques à l'état adulte (on sait que les larves sont pélagiques), sans doute relativement peu mobiles, puisqu'ils vivent apparemment à demi enfouis. On a noté plus haut (p. 173) qu'il convenait de les qualifier de laboureurs, plutôt que de fouisseurs. Selon A. AGASSIZ (1881), leur mode de vie serait plus proche de celui des Clypéastroïdes, comme les Scutellidés, que de celui des Spatangues. Ceux-ci habitent des cavités, ou terriers, creusées dans le sédiment, alors que les premiers sont enfouis juste sous la surface de celui-ci. Les Echinolampes seraient recouverts de sable jusqu'à l'extrémité inférieure de leurs pétales, comme on l'a constaté chez *Rhyncholampas pacifica*. Ils vivent peut-être en troupes, à la manière de cette dernière espèce. Les accumulations de thèques fossiles dans certains gisements (par exemple le Lutétien de Blaye (Gironde)) le donneraient à penser, bien que celles-ci aient pu être transportées quelque peu avant l'enfouissement.

On a traité ailleurs du mode d'alimentation et du régime alimentaire supposé des Echinolampes (p. 129). Ce sont des organismes microphages, se nourrissant des matières organiques qui adhèrent aux particules du sédiment qui les entoure. Exercent-ils un choix parmi celles-ci, comme on l'a souvent dit de certains Spatangues ? *Spatangus purpureus* a été bien étudié à ce point de vue par NICHOLS (1959b, p. 374 et 375). Cet auteur a constaté que cet Oursin choisissait les particules nutritives, essentiellement selon leur poids et leur taille, et que le facteur limitant ceux-ci était le pouvoir adhésif des podia. Chez *Echinocyamus pusillus* NICHOLS admet que les particules du substratum sont goûtées (« tasted ») par les podia buccaux, particulièrement différenciés, avant que les dents en arrachent la matière organique encroûtante.

Il serait intéressant de connaître les associations fauniques, au sein desquelles vivent les Echinolampes récents. On ne possède malheureusement à peu près aucune donnée à ce sujet. CHERBONNIER (1963, p. 188)

Source : MNHN, Paris

signale que *E. rangi* a été dragué sur des fonds à Gorgones, à 20 m de profondeur. La distribution bathymétrique de celles-ci est très étendue, elles peuvent constituer des animaux d'herbiers ou bien, ancrées dans des sédiments fins, former des taillis ; on les trouve aussi dans les espaces inter-récifaux (TERMIER et TERMIER 1952b).

B) DIFFICULTÉS ET INCERTITUDES DE LA PALÉOÉCOLOGIE

Si l'écologie des Echinolampes actuellement vivants est très mal connue, celle des fossiles peut apporter davantage de renseignements, valables au moins pour les époques révolues. Divers indices concernant les conditions de gisement, ainsi que les résultats fournis par les faunes associées, sont pris en considération pour reconstituer le mode de vie et l'environnement des espèces disparues.

Il faut toutefois faire une réserve importante sur la légitimité de telles reconstitutions. La roche dans laquelle se trouve inclus un Oursin fossile ne correspond pas nécessairement au sédiment sur lequel, ou au sein duquel, il vivait. De même, les divers organismes qui l'accompagnent dans le gisement n'ont pas toujours vécu sur place, et ne constituent pas avec lui une association (au sens zoologique de ce mot) ou une biocoenose. « ... Dans l'immense majorité des cas, une *association paléontologique* représente l'accumulation de coquilles provenant de plusieurs et souvent très diverses *associations zoologiques* » (ABRARD 1927, p. 82). Plus récemment SARTENAER (1959, p. 3) a pu écrire que « l'unité de travail en écologie... est la biocoenose. L'unité de travail en paléoécologie est l'assemblage ». Il convient donc de faire une distinction nette entre les biocoenoses (associations d'animaux vivants) et les thanatocoenoses (assemblages d'animaux morts), et même entre ces dernières et les taphocoenoses (assemblages d'animaux enfouis), qui ne s'identifient pas toujours entre elles (SARTENAER 1963, p. 200). En paléontologie on a à faire à des taphocoenoses.

Cependant les Echinolampes sont des animaux benthiques, comme tous les Oursins ; ils vivent plus ou moins enfoncés dans le substratum, ils atteignent, le plus souvent, des tailles relativement grandes et leur thèque est généralement assez épaisse, ce qui exclut un transport par des courants sur une longue distance. En première approximation, et en tenant compte des réserves exprimées ci-dessus, il semble qu'on peut admettre qu'ils ont été peu déplacés, c'est-à-dire que leur biotope n'a pas dû être très différent de leur taphotope.

C) QUELQUES EXEMPLES

Dans cet esprit et sans vouloir atteindre à une grande précision, on présentera quelques remarques sur ce qu'on peut supposer avoir été leurs conditions de vie passées. Quelques exemples sont pris, en général parmi les espèces qu'on a pu étudier particulièrement.

Source : MNHN, Paris

E. calvimontana, si souvent signalé dans le Lutétien du bassin de Paris et si abondant dans les collections, ne se retrouve que rarement sur le terrain. D'une part, en effet, la zone III d'ABRARD, dont il est caractéristique, présente peu d'affleurements accessibles et ne donne plus lieu à des exploitations importantes. D'autre part les spécimens rencontrés sont le plus souvent incomplets et difficiles à séparer de leur gangue.

ABRARD (1925, p. 269 et *passim*) a distingué les différents faciès que montre la zone III. On retiendra surtout l'opposition entre ceux du centre et ceux du nord du bassin de Paris. Dans le centre, le Lutétien est représenté par des calcaires durs, en bancs, piquetés de glauconie, plus ou moins rosés ou jaunâtres. Dans le nord, il se présente sous la forme de calcaires à Ditrupes, plus ou moins sableux, en plaquettes, très peu glauconieux, comme à Pierrefonds, à l'est de Compiègne (Oise), et à Septvaux, près de Saint-Gobain (Aisne). D'après LERICHE (1939), les mers ayant envahi le bassin anglo-franco-belge se sont avancées selon une direction générale N.N.E.-S.S.O., et les caractères des sédiments sont plus néritiques ou plus littoraux au sud qu'au nord. De fait, ne peut-on voir dans l'abondance de la glauconie l'indice de cette diminution de profondeur ? GIGNOUX (1950, p. 10) considérait ce minéral comme « un véritable « fossile caractéristique » des faciès marins littoraux ». Son dépôt a lieu, il est vrai, entre quelques dizaines de mètres et des centaines de mètres de profondeur, mais il est maximal vers 200 m (STRAKHOV 1957, t. 2, p. 395).

Il semble que les exemplaires d'*E. calvimontana* rencontrés dans les calcaires à Ditrupes aient une forme moins bombée que ceux des calcaires glauconieux. Peut-être jouissaient-ils de conditions de vie moins favorables que ces derniers. ABRARD (1925, p. 269) note que « aux environs de Soissons et de Laon, *Echinolampas calvimontanus* et *Echinanthus issyavensis* sont beaucoup plus rares que dans l'ouest du bassin » et LERICHE (1939, p. 591) signale que dans le nord de l'Ile de France « en de rares points, Saint-Gobain (Aisne), Grandru près Noyon (Oise) *E. calvimontanus* apparaît avec une certaine fréquence ».

A peu près à la même époque, au Lutétien supérieur (1), vivaient dans le Médoc et à Blaye (Gironde) des espèces diverses, selon les milieux. A Couquèques (Médoc) prospérait *E. burdigalensis*, dans un faciès argilo-calcaire. Bien que cette espèce présente de nombreuses variations, correspondant à autant d'adaptations à des conditions de vie différentes, parmi lesquelles une forme circulaire et basse appelée *E. girundica*, on peut la considérer avec FABRE (1939, p. 150) comme ayant recherché les eaux calmes. *E. stellifera*, son contemporain, préférait les faciès littoraux et les eaux agitées. On le trouve en abondance dans la carrière de la Citadelle, à Blaye, dans des couches riches en grains de quartz, accompagné d'Huîtres et de Pectinidés, qui manquent à Couquèques ; ces éléments sont les indices d'une bordure littorale.

(1) On adopte ici les attributions stratigraphiques classiques (ABRARD 1931, FABRE 1939, GIGNOUX 1950), bien qu'elles aient été l'objet de modifications récentes (VEILLON et VIGNEAUX 1961).

Source : MNHN, Paris

E. blaviensis, très voisin d'*E. stellifera*, devait vivre non loin de lui le long du même rivage. Il existe tous les intermédiaires entre les deux espèces. Cependant le dernier est bien individualisé par ses pétales très saillants, formant de véritables côtes à la surface de la thèque. D'autres caractères le distinguent aussi, tels que : taille généralement plus faible, face supérieure tendant à devenir subconique, interambulacre postérieur déclive, sommet coïncidant avec l'apex. On peut interpréter la différenciation particulière des pétales, qui augmente la solidité de la thèque et réalise une meilleure protection des podia, comme une adaptation à la vie en eaux agitées (voir p. 26). La réduction de la taille est attribuable à des conditions de vie moins favorables, qui n'empêchaient cependant pas la pullulation de l'espèce. Ce fait est à rapprocher de la remarque de P. H. Fischer (1943, p. 442), selon lequel « le nanisme est... fréquent en bordure de l'aire spécifique ». On connaît des cas de multiplication du nombre des individus, accompagnée d'une réduction de leur taille, par exemple chez les Moules et les *Cardiidae* de la partie orientale dessalée de la Mer Baltique (Strakhov 1957, t. 2, p. 368).

E. goujoni et *E. crameri*, à des époques peu éloignées, en des régions assez voisines, semblent offrir l'exemple de formes presque naines, ayant prospéré dans des milieux particulièrement littoraux (pl. II, fig. 1-4).

E. goujoni, tant dans l'Atlas tunisien oriental (Djebel Cherichira, Djebel Trozza, etc.) que, au nord-ouest de cette région, dans l'Est Constantinois (Djebel Dekma), se rencontre dans le Lutétien supérieur, dans des faciès dits « faciès des calcaires et lumachelles » (Castany 1951, Davio 1956). Il se trouve dans des bancs calcaires, plus ou moins grossiers, tendres, devenant plus marneux au nord-ouest, accompagné de *Thagastea wetterlei* et quelquefois d'autres Oursins (*Thylechinus pegoti*, *Schizaster meslei*, *Anisaster gibberulus*). On le rencontre aussi, plus au sud, dans les « faciès à gypses » (Castany 1951, p. 287), où les bancs calcaires alternent avec des marnes gypseuses et des lumachelles. Ces dernières renferment des Huîtres (*Ostrea multicostata* notamment), des Thersitées, *Carolia placunoides*. Il faut noter aussi la présence, dans l'Est Constantinois, d'intercalations phosphatées dans ces formations.

Les « calcaires et lumachelles » sont des dépôts néritiques (présence de *Schizaster*), de mer peu profonde ; toutefois la profondeur augmentait un peu vers le nord-ouest (dépôts plus marneux) et diminuait au sud (faciès à gypses).

La présence du genre *Thersitea*, rattaché aux Strombidés, indique l'existence de grandes vasières, alimentées largement en eaux douces (Termier et Termier 1952b, p. 572), dont s'accomodaient bien aussi les Huîtres. Le dépôt de phosphate dénote aussi une mer très peu profonde, recevant des eaux douces.

Ainsi *E. goujoni* était adapté à des conditions de vie dans des sédiments plus ou moins grossiers, détritiques, peu profonds.

E. crameri se rencontre dans l'Eocène supérieur d'Egypte (« Bartonien » de Cuvillier 1930), la plupart du temps dans sa partie inférieure,

Source : MNHN, Paris

équivalente au Lédien. Cependant, à Qasr el Sagha, CUVILLIER (1930, p. 195) le cite aussi à la base de la « série fluvio-marine du Fayoum », à restes de Vertébrés (*Moeritherium*), correspondant au sommet de l'Eocène (Ludien).

Le plus souvent, il se trouve dans des calcaires siliceux brunâtres ou jaunâtres, durs, devenant marneux vers l'est (Désert arabique : Gebel Geneffé). Il y est accompagné par d'autres Echinides (*E. globulus*, *Fibularia luciani*, *Anisaster gibberulus*, *Sismondia*, *Eupatagus*), une riche faune de Mollusques (*Ostrea multicostata* et autres, *Carolia placunoides*, *Lucina*, *Turritella*), des Polypiers et *Callianassa*.

Ces formations ont un caractère presque littoral, sauf vers leur base, où l'on trouve des sédiments néritiques (Nummulites), tandis qu'à leur partie supérieure elles deviennent de plus en plus littorales (passage à la « série fluvio-marine du Fayoum »).

E. crameri pouvait s'accomoder de conditions de profondeur assez variables, puisqu'il existe dans des marnes à Nummulites, de caractère néritique, à l'ouest du golfe de Suez (El Barabir, Gebel Oum Zeita), et dans des couches alternant avec des argiles gypsifères (Qasr el Sagha), dénotant des conditions sublittorales.

D'après ce qui précède, on constate que les deux espèces ont dû vivre dans des milieux écologiques voisins, bien que *E. crameri* semble avoir bénéficié parfois de faciès un peu plus néritiques. Elles sont aussi très proches morphologiquement, ce qui inciterait à penser que la plus récente est issue de la plus ancienne. On trouve entre elles quelques différences, qu'on serait tenté d'interpréter dans le sens d'une meilleure adaptation au milieu. Ces différences correspondent à une accentuation de caractères, où on pourrait voir une orthogenèse. Ainsi, chez *E. crameri*, la thèque est-elle plus haute, le bord postérieur plus relevé (ce qui réalise une position plus marginale du périprocte), le pétale impair plus réduit et les pétales postérieurs plus développés. Ces traits de structure paraissent avantageux dans un mode de vie à demi enfoui.

E. scutiformis a prospéré particulièrement, au Burdigalien supérieur, dans le sud-est de la France. On le récolte en abondance en certains points, par exemple dans le gisement de la route de Solérieux, sur la commune de Saint-Restitut, près de Saint-Paul Trois Châteaux (Drôme), indiqué par DEMARCQ (1962). Vers le bas, la route entaille une molasse, constituée par une alternance de bancs compacts et de bancs d'aspect rognoneux, irréguliers, plus tendres. Ces derniers livrent de très nombreux fossiles. Ce sont des Mollusques à test en calcite (Pectinidés très abondants, quelques Huîtres), des *E. scutiformis*, des Scutelles peu fréquentes, des Echinides Réguliers rares (*Psammechinus sp.*), des Bryozoaires et des Lithothamniées. La roche encaissante est grossière, piquetée de glauconie, avec çà et là quelques galets. Tous ces éléments conduisent à envisager un milieu assez littoral, d'eaux agitées. Il est intéressant de noter que MONTENSEN (1948b, p. 232) a recueilli le Cassiduloïde *Oligopodia* sur un fond à petits nodules de Lithothamnion.

Non loin de là, au lieu-dit la Grèze (commune de Saint-Restitut), la molasse se présente sous un faciès légèrement différent. Vers la base de l'affleurement, elle est constituée pour moitié par les Lithothamniées,

Source : MNHN, Paris

dont les masses arrondies lui donnent un aspect noduleux. Il y a des galets de silex verdis. Les fossiles sont nombreux, particulièrement les Scutelles ; en revanche les Echinolampes (*E. scutiformis*) sont relativement rares. Les conditions semblent avoir été ici plus littorales, si l'on tient compte de l'abondance des premiers de ces Oursins, et peut-être par conséquent moins favorables aux seconds.

Résumé. — Il n'a pas été fait d'observation directe sur le mode de vie des Echinolampes et très peu sur celui des Cassiduloïdes.

Les Echinolampes sont des organismes sténohalins poecilosmotiques. Ils possèdent une thèque calcaire solide. Ils dépendent de la température de leur milieu. Benthiques, ils vivent à des profondeurs de 10 à 500 mètres. Ils préfèrent un fond dur, sableux. Ils ont un mode de vie fouisseur, peut-être en troupes. Microphages, ils exercent vraisemblablement un choix parmi les particules qu'ils absorbent. On ne sait à peu près rien des associations fauniques, au sein desquelles ils vivent.

La paléoécologie se heurte à des difficultés : elle étudie des thanatocoenoses, et non des biocoenoses. Les Echinolampes sont considérés, en première analyse, comme ayant été généralement peu déplacés.

Dans le nord et le centre du bassin de Paris, *E. calvimontana* existe dans deux faciés différents de la zone III du Lutétien. Il semble moins prospérer dans le nord, de faciès un peu plus profond (thèque moins bombée).

Dans le Médoc et à Blaye (Gironde), au Lutétien, *E. burdigalensis*, forme d'eau calme, s'oppose à *E. stellifera*, forme d'eau agitée. Ce dernier, florissant sur une bordure littorale, est bien adapté à ce mode de vie.

E. goujoni, dans l'Atlas tunisien oriental et dans l'Est Constantinois, au Lutétien supérieur, *E. crameri*, en Egypte, au Lédien, se rencontrent dans des faciès comparables, assez littoraux. Les deux espèces sont très voisines. Les différences montrées par *E. crameri* sont attribuées à une meilleure adaptation à un mode de vie à demi enfoui.

E. scutiformis existe dans le Burdigalien supérieur de Saint-Restitut (Drôme). Très abondant dans un gisement, il est plus rare en un point peu éloigné, où le faciès paraît avoir été plus littoral.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

L'essentiel de ce travail consiste en une étude anatomique du genre *Echinolampas*. Celui-ci est remarquable par son extension dans l'espace — on le connaît fossile sur tous les continents — et dans le temps — il remonte au Paléocène et est encore bien représenté actuellement, par son abondance — on compte plus de trois-cent espèces — sa variabilité et son homogénéité.

Les résultats, selon leur incidence principale, sont à rapporter à des rubriques différentes.

Au point de vue de la terminologie, il a été nécessaire de proposer des termes ou des expressions nouveaux pour mieux cerner la réalité. Pour la morphologie générale, on a créé le terme de zone latéro-adorale (région de la face orale comprise entre la zone adorale ou basicoronale et l'ambitus). Pour le péristome on définit le péristome apparent, le goulot péristomal et le rebord péristomal, ce dernier correspondant à un caractère nouveau. Pour les ambulacres on appelle région intermédiaire la partie située entre les pétales et les phyllodes.

En ce qui concerne l'anatomie des *Echinolampas* et celle des Oursins en général, une meilleure connaissance est apportée. Ainsi dans les pétales on note que les pores sont ouverts entre les plaques (et non à travers elles) ; on explique l'asymétrie du pétale impair, pourvu de zones porifères inégales, par l'existence du plan primordial de von Ubisch (II-4). Dans les phyllodes, il n'y a pas de dédoublement des pores et ceux-ci ne s'ouvrent pas sur les mêmes plaques à la face interne et à la face externe de la thèque ; il y a aussi une simplification de la structure à la face interne : les pores, placés par exemple sur quatre colonnes à la face externe, n'y forment plus que deux colonnes. Dans la région intermédiaire des ambulacres, les plaques constitutives diffèrent par la disposition du canal podial qui les traverse : il y a des plaques munies de deux pores sur leur face interne, d'autres qui en sont complètement dépourvues. En relation avec ces modalités diverses, il se produit deux changements de direction des canaux podiaux dans la région intermédiaire.

A la face interne de la thèque, on étudie la déviation des colonnes de pores ambulacraires ; celle qui intéresse l'ambulacre impair est expliquée par la proximité de l'anse intestinale récurrente. On met en évidence des empreintes correspondant aux mésentères soutenant sur le vivant le tube digestif et les glandes génitales. Dans le tracé du rectum, on reconnaît une disposition déjetée du côté gauche, analogue à celle de l'actuel *Rhyncholampas pacifica*. Le moindre développement de la gonade antérieure gauche est attribué à la disposition du tube digestif (rebroussement de l'intestin dans l'interambulacre antérieur gauche).

Divers faits relatifs à l'ontogénie sont mis en évidence. On a pu observer les traces des positions successives occupées par les pores génitaux au cours du développement. Les zones de croissance des plaques interambulacraires permettent d'apprécier l'âge d'un individu. Le rebord

Source : MNHN, Paris

péristomal est très important aux stades précoces ; il n'en subsiste de vestiges appréciables, à l'état adulte, que chez certaines espèces peu évoluées.

D'autres caractères dénotent un état relativement primitif. Ainsi la trisociation (c'est-à-dire le groupement par trois) des plaques ambulacraires des pétales, qui se manifeste chez le jeune et existe chez les Holectypoïdes ; de même la présence à l'extrémité des pétales de demi-plaques internes. A la face orale, l'interambulacre postérieur rappelle parfois par sa structure les Echinides paléozoïques, les Oursins Réguliers Arbacioïdés, ou annonce au contraire les Spatangoïdes. Mais ce sont des cas exceptionnels, tératologiques. Celui des ambulacres onduleux dans la région intermédiaire, évoquant les *Archaeocidaris* du Carbonifère, existe chez les jeunes ou même les adultes de certaines espèces. Il s'agit peut-être de phénomènes de néoténie.

Durant l'ontogénie, les pores du phyllode, d'abord disposés en une seule série dans chaque demi-ambulacre (pores unisériés), se placent ensuite sur deux, puis sur trois colonnes (pores trisériés). En même temps le nombre de groupes de trois pores (ou de trois plaques), appelés triades, augmente. De la même façon les espèces à pores bisériés et à triades peu nombreuses prédominent au Paléogène, les espèces à pores trisériés et à triades nombreuses au Néogène et à l'époque actuelle. Il y a donc une loi statistique de complexité croissante des phyllodes au cours du Tertiaire (fig. 136).

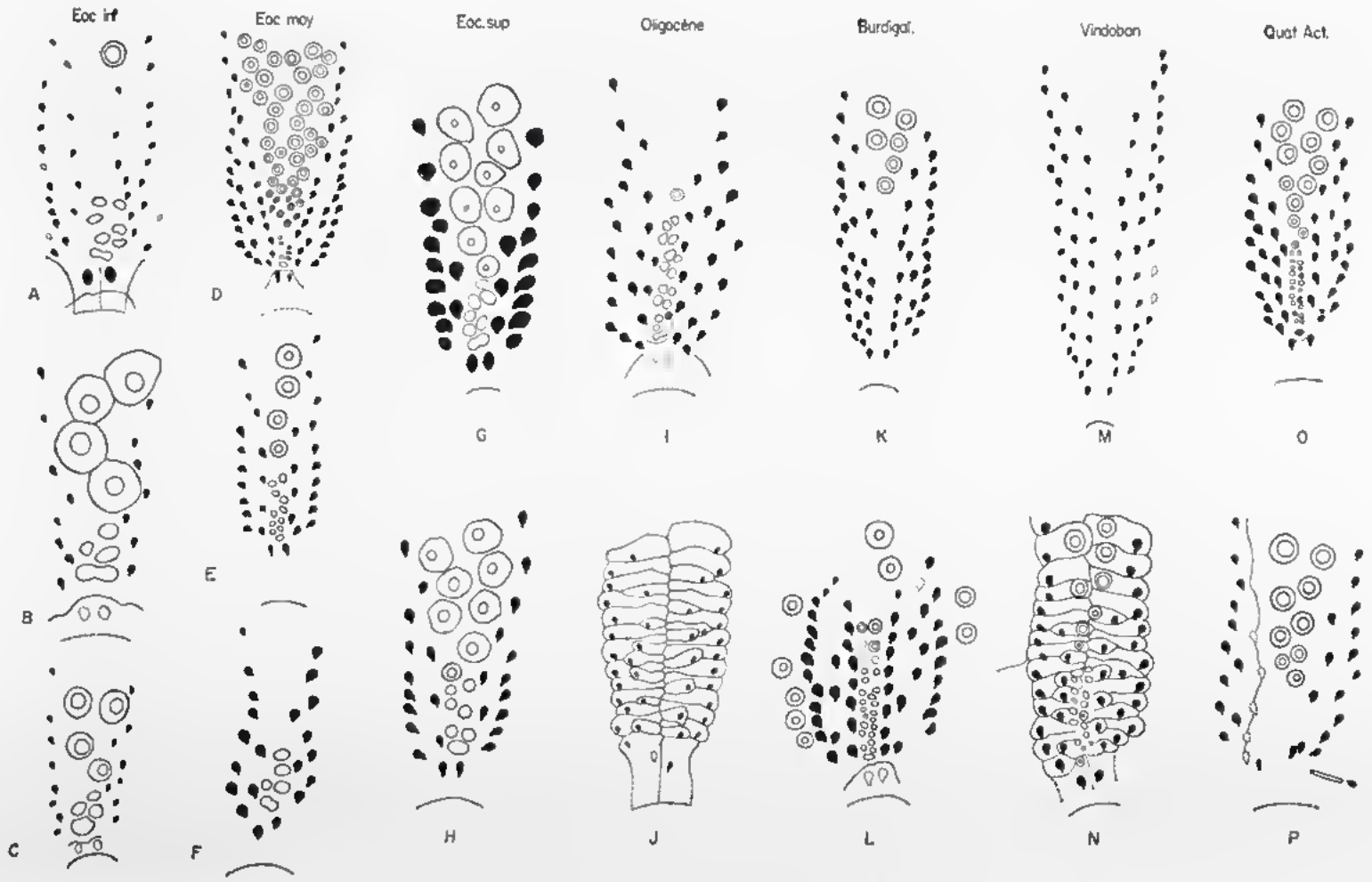
Une variation comparable se produit dans la structure de la région intermédiaire des ambulacres. Le plus souvent celle-ci est constituée au Paléogène par des plaques relativement hautes par rapport à leur largeur, au Néogène par des plaques assez basses.

Beaucoup de dispositions anatomiques sont à mettre au compte de l'adaptation, au moins à titre d'hypothèse explicative. Ainsi la présence de pétales saillants, en forme de côtes solides, chez une espèce lutétienne vivant en eaux agitées, sur une bordure littorale (*E. stellifera*), réalise une plus grande solidité de la thèque et une certaine protection des podia respiratoires.

La différenciation des pores ambulacraires des pétales, dont les externes sont souvent allongés, permet une augmentation de la surface d'échanges respiratoires, qui est une des tendances fondamentales de la classe des Echinides. En effet ces pores livrent passage à des podia branchiaux plus développés. Un des traits marquants de l'éthologie des Oursins est leur phototropisme négatif, qui se manifeste chez les Echinides Irréguliers par leur tendance à la vie enfouie. L'acquisition de pétales courts, de forme lancéolée, réalise un compromis entre cette tendance et celle qui vient d'être énoncée. De plus cette disposition facilite l'écoulement des courants ciliaires à la surface des pétales et permet ainsi une meilleure oxygénation.

La convergence, au voisinage de l'ambitus, des canaux podiaux de la région intermédiaire, et donc des podia tactiles correspondants, s'explique peut-être par l'enfouissement de la thèque des Echinolampes jusqu'à ce niveau. De même il peut être désavantageux pour l'animal en mouvement de présenter des podia branchiaux vers l'avant. La réduc-

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

tion du pétale impair et des zones antérieures des pétales latéraux représenterait un avantage à ce point de vue.

Pour la nutrition, l'existence d'un méplat frontal facilite l'apport de particules à la face orale par les courants ciliaires.

La complication des phyllodes consiste en une multiplication des pores et partant des podia phyllodéens. Elle augmente l'efficacité de la préhension de la nourriture. Dans un goulot péristomal plus profond, les particules sont mieux retenues par de petits radioles plus nombreux. Entre le péristome et le substratum, sur lequel repose l'Oursin, la partie évasée de l'infundibulum péristomal ménage l'espace nécessaire au libre jeu des podia phyllodéens. Chez les espèces à face orale plane, les phyllodes sont plus déprimés entre de très forts bourrelets.

Au point de vue systématique, on propose la hiérarchie suivante pour les caractères spécifiques : 1° forme générale et taille ; 2° disposition des pétales (différence de longueur des zones porifères notamment) ; 3° mode de vestiture ; 4° structure des phyllodes (nombre de triades).

Au niveau générique, des changements sont opérés à la suite de l'étude approfondie de certains caractères. Dans la famille *Echinolampadidae*, à côté de *Plesiolampas*, il a été longtemps admis, par les auteurs, plusieurs genres distincts d'*Echinolampas*. Les uns sont mis en synonymie avec lui : ainsi *Aplolampas*, créé à partir d'une figure inexacte, et surtout *Planilampas*, défini, selon son auteur, par la disposition de ses pétales et son mode de vestiture, qui comprend de l'épistroma (c'est-à-dire des excroissances de la thèque dépourvues d'appendices articulés) ; or ces caractères se rencontrent aussi chez des *Echinolampas* typiques. Les autres genres des auteurs sont ramenés au rang de sous-genres : *Conolampas* avait été caractérisé notamment par sa ceinture pérignathique, mais il en a été découvert une comparable chez de vrais *Echinolampas* ; *Hypsoclypus*, dont l'individualité a été parfois contestée, possède aussi des vestiges d'auricules, ainsi que de l'épistroma.

En matière de phylogénie, on note que l'origine du genre se situe au Paléocène, avec *E. hanguensis*, du Pakistan nord. Au delà, en remontant dans le temps, il y a lieu d'admettre une souche chez les Galéropygidés du Lias, par l'intermédiaire des Echinobrissidés et des Cassidulidés. *Echinolampas* semble comporter des lignées distinctes, bien qu'on ne puisse pas encore, dans l'état actuel des connaissances, les définir avec une parfaite certitude.

Au point de vue stratigraphique, le genre *Echinolampas* s'étend à travers tout le Tertiaire, jusqu'à l'époque actuelle, avec son apogée à l'Eocène moyen, suivi d'un nouvel épanouissement au Miocène. Il fournit un petit nombre de bonnes espèces. Sa répartition est presque mondiale, dans la zone intertropicale, aux époques géologiques, aussi bien qu'actuellement, à l'exception du Pacifique oriental. Pour expli-

FIG. 136. — Evolution du phyllode chez les *Echinolampas*, de l'Eocène inférieur à l'époque actuelle (divers grossissements : se reporter aux figures indiquées). A : *E. bothriopygoides* (fig. 72) ; B : *E. valetti* (fig. 45) ; C : *E. globulus amygdalina* (fig. 53) ; D : *E. africana* (fig. 63) ; E : *E. blaviensis* (fig. 46) ; F : *E. leymeriei* (fig. 50) ; G : *E. nucleus* (fig. 52) ; H : *E. ovalis* (fig. 10) ; I : *E. kleini* (fig. 75) ; J : *E. cf. lycopersica* (fig. 32) ; K : *E. (Hypsoclypus) plagiosoma* (fig. 73) ; L : *E. sculiformis* (fig. 71) ; M : *E. (Hypsoclypus) semiglobus* (fig. 96) ; N : *E. barcinensis* (fig. 30) ; O : *E. rangi* (fig. 56) ; P : *E. hoffmanni* (fig. 58).

Source : MNHN, Paris

quer son extension de l'Ancien Monde à l'Amérique, à l'Eocène, on pourrait envisager l'hypothèse d'une migration le long des côtes septentrionales de l'Atlantique. A l'Oligocène, les relations avec l'Europe ont dû se produire plutôt à travers l'Atlantique moyen.

Par son endémisme *Echinolampas* manifeste l'existence de provinces biogéographiques distinctes, comme celle de l'Indo-Pacifique occidental, connue actuellement et individualisée dès le Miocène. Dans sa répartition une certaine importance est à attribuer à l'action des courants chauds.

Le mode de vie est très mal connu. Les profondeurs sont moyennes (10 à 500 m). Un des faits écologiques les plus marquants paraît être l'opposition entre les formes d'eau calme et d'eau agitée.

Source : MNHN, Paris

APPENDICE

CATALOGUE RAISONNÉ DES ESPÈCES

Les espèces d'*Echinolampas*, considérées comme valides, connues à ce jour, sont énumérées dans l'ordre alphabétique, à l'intérieur de leur sous-genre (sous-genre nominatif, *Hypsoclypus* ou *Conolampas*). Pour chaque espèce, sont indiqués successivement :

1° Le nom de l'auteur, avec la référence originale ;

2° La répartition géographique et stratigraphique (pour chaque provenance (1), on donne l'étage ou, chez un vivant, la profondeur) ;

3° La référence jugée la plus importante pour la connaissance de l'espèce (parfois deux références sont proposées) ;

4° La liste des espèces considérées comme synonymes et des sous-espèces (des remarques critiques, concernant principalement la synonymie, s'y ajoutent, s'il y a lieu) ;

5° La section de Lambert et Thiéry (1909-1925 (2)), à laquelle elle est censée appartenir (avec les rectifications éventuelles) ;

6° S'il y a lieu, l'indication de la planche du présent travail, si l'espèce y est figurée autrement que par un détail de structure.

Les espèces synonymes, les sous-espèces, les espèces nominales, sont énumérées dans l'index taxinomique, qui renvoie au catalogue raisonné des espèces.

Pour connaître les espèces d'un étage donné, il suffit de se reporter aux tableaux de répartition, XX à XXVII. A partir de ceux-ci, on peut aussi reconstituer la liste des espèces d'un pays ou d'une région particulière.

I. — SOUS-GENRE **ECHINOLAMPAS** S. STR.

sp. Dartevelle 1953

— Près de Moçâmedes (sud de l'Angola) : Lutétien.
— Dartevelle 1953.
— Groupe d'*E. anceps* (?).

sp. Cooke 1957

— Saipan (îles Mariannes) : Miocène inférieur.
— Cooke 1957.

abreviata Pomel 1887

— Algérie : Monts de la Mina dans le Tell occidental ; Massif de Miliana dans le Dahra : Burdigalien.

(1) Certaines provenances sont inédites.
(2) En abrégé : E.N.R.

Source : MNHN, Paris

— Pomel 1885-1887.
— Synonyme : *E. curta* Pomel *non* Ag. (Pomel 1885-1887, à l'explication des planches).
— Selon Pomel (1885-1887) ce n'est peut-être qu'une variété d'*E. inaequalis*.
— *Psammolampas*.

acuminata Abich 1882

— Arménie (vilayet d'Erzincan) : Miocène inférieur ; Podolie (Ukraine occidentale) : Miocène moyen.
— Pinar et Roman 1953, Szörényi 1953.
— Mal connu. *Palaeolampas* selon Pinar et Roman (?), *Hypsoclypus* selon Szörényi.

aequidilatata Agassiz 1840 (*Conoclypus*)

— Kressenberg près Traunstein (Alpes Bavaroises) : Lutétien.
— Ooster 1865.
— *Palaeolampas*.

aequivoca Duncan et Sladen 1884

— Sind occidental : série de Kirthar (Lutétien supérieur).
— Duncan et Sladen 1884.

affinis Goldfuss 1826 (*Clypeaster*)

— Belgique (région de Bruxelles), Mont Cassel (Nord) : sables à *Ditrupa strangulata* (Lutétien supérieur).
— Cotteau 1889-1894.
— *E. affinis auctorum* = *E. dilatata*.
— Syn. : *E. galeottiana* Forbes *in* Lyell 1852, *E. dekini* Forbes *ibid.*
— *Miolampas*.

africana de Loriol 1880

— Egypte : déserts libyque et arabique, Sinaï : Eocène moyen, spécialement Lutétien supérieur ; Libye : région de la Syrte, Eocène moyen et Eocène supérieur ; Tunisie (Aïn Cherichira) : Lutétien supérieur.
— De Loriol 1880.
— Syn. : var. *tanofrei* Socin 1946.
— *Palaeolampas*.

aintabensis Blanckenhorn 1890

— Anatolie SE (environs d'Aïntab = Gaziantep) : Eocène supérieur.
— Blanckenhorn 1890
— Très mal connu ; rapports avec *E. discoidea* d'Archiac.
— Omis à l'E.N.R.

Source : MNHN, Paris

airaghii Lambert 1913

— Piémont (Rosignano) : Helvétien ; province de Lecce : niveau indéterminé ; Sicile (environs de Pachino) : Miocène moyen.
— Airaghi 1901 (sous le nom d'*E. angulata*).
— Très proche d'*E. angulata*.

aldrichi Twitchell *in* Clark et Twitchell 1915

— Alabama, Mississipi : Oligocène supérieur ; Cuba (province de Pinar del Rio) : Miocène ; Porto-Rico : Oligocène.
— Cooke 1959.
— Syn. : *E. consolationis* Sanchez Roig 1953.
— Affinités avec *E. cherichirensis*.
— *Miolampas*.

alexandri de Loriol 1876

— Océan Indien (de l'île Maurice au golfe de Martaban) ; Mer Rouge (renseignement oral de R. Ph. Dollfus) ; archipel malais (près de Saleyer) ; îles Marshall (Pacifique) ; 8-365 m ; (?) Java dans le Pliocène.
— Mortensen 1948 b.
— Sous-espèces : var. *sibogae* et var. *forcipulata* Mortensen 1948b.
— *Echinolampas*.

algira Pomel 1887

— Dahra (douar Msila, Beni Zeroual, Renault, Djebel Chenoua) : Pliocène ; Oran ; Oued Kniss (près d'Alger) ; (?) Perpignan (Pliocène) selon Pomel.
— Pomel 1885-1887.
— Syn. : *E. jubae* Pomel 1887.
— *Miolampas*.

aliena Bittner 1881

— Vicentin (San Giovanni Ilarione) : Lutétien ; Hongrie (Ajka dans le Bakony) : Lutétien inférieur ; Transylvanie : Eocène moyen.
— Bittner 1881.
— *Palaeolampas* (selon moi).

almerai Cotteau 1890 (1890-1891)

— Province d'Alicante : Lutétien ou Oligocène (?).
— Cotteau 1890-1891.
— *Echinolampas s. str.* (?).

alta Duncan et Sladen 1883

— Kutch : Lutétien supérieur.
— Duncan et Sladen 1883.
— Proche d'*E. fraasi*.
— *Palaeolampas*.

Source : MNHN, Paris

altissima Clark *in* Arnold et Clark 1927

— Jamaïque : niveau non précisé; Cuba (province de Pinar del Rio) : Eocène moyen.
— Clark *in* Arnold et Clark.
— Affinités avec *E. clevei.*
— *Cylindrolampas.*

ampla Fuchs *in* Zittel 1883

— Egypte : Burdigalien et surtout Helvétien ; Cyrénaïque : mêmes niveaux ; Syrte : Helvétien ; Tunisie (Takrouna, dans l'Atlas tunisien oriental) : vraisemblablement Burdigalien ; (?) Taurus.
— Fuchs *in* Zittel 1883.
— Syn. : (?) *Pygurus cilicicus* Frech 1916 ; var. *meridionalis* Fourtau 1920.
— *Macrolampas.*

amygdala Desor *in* Agassiz et Deson 1847

— Egypte (Mokattam, Minia) : Lutétien inférieur et supérieur.
— De Loriol 1880.
— *Miolampas* (?) ou *Cylindrolampas.*

anceps Lambert *in* Chautard 1905b

— Sénégal occidental, vallée du Sénégal : Lutétien inférieur.
— Lambert 1905b, Tessien 1952.
— Syn. : var. *planipetala* Lambert 1936b, *Plagiopygus daradensis* Lambert *in* Meunier 1906b.
— Sous-espèces : var. *inflata* Lambert 1936b, var. *conica* Tessier 1952.
— *Isolampas.*
— Pl. V, fig. 5 et pl. XII, fig. 4-6.

angulata Merian *in* Agassiz et Desor 1847

— Bassin du Rhône : Burdigalien ; Emilie : Miocène moyen ; Marche (Camerino), Ombrie, Saint-Marin, Pianosa, Sardaigne SW : Miocène moyen ; Hongrie : Tortonien ; Anatolie (Tercan) : Miocène inférieur ; région d'Antakya (= Antioche) : Burdigalien ; (?) Egypte : Burdigalien.
— De Loriol 1882 .
— Syn. : *E. subquadrangulata* Mazzetti 1885, *E. hemipila* Mazzetti 1885.
— Sous-espèce : *E. nodulosa* Lambert 1913.
— *Psammolampas.*
— Pl. VI, fig. 1,

angustifolia Duncan et Sladen 1884

— Sind occidental : Kirthar (Lutétien supérieur).
— Duncan et Sladen 1884.

Source : MNHN, Paris

— Les individus jeunes pl. 30, fig. 6-11, n'appartiennent pas à l'espèce, = *Rhyncholampas sindensis* Lambert *in* Lambert et Thiéry (1909-1925).
— *Miolampas.*

angustipetala Vadasz 1915

— Hongrie (Bia dans le Comité de Pest) : Leithakalk ; Slovaquie (Modry-Kamen) : Tortonien.
— Vadasz 1915.
— Omis à l'E.N.R.

antillarum Cotteau 1875

— Ile Saint-Barthélemy : Eocène supérieur ou moyen.
— Cotteau 1875.
— *Miolampas.*

appendiculata Emmons 1858

— Caroline du N : Eocène moyen et supérieur.
— Clark et Twitchell 1915.
— *Isolampas.*

archiaci Cotteau 1883

— Saint-Palais (Charente-Maritime) : Lutétien inférieur ; Listrac (Gironde) : Lutétien inférieur ; Blaye (Gironde) : Lutétien supérieur ; Loire-Atlantique : Lutétien ; Landes : Lutétien ; (?) Province de Barcelone : Lutétien (?).
— Cotteau 1889-1894.
— Sous-espèce : *E. arthonensis* Cotteau 1889-1894.
— *Cypholampas* (?).

aschersoni de Loriol 1883b

— Egypte (déserts libyque et arabique) : Eocène moyen ; Libye (région de la Syrte) : Eocène moyen ; (?) Somalie britannique : Eocène moyen.
— De Loriol 1883b.
— Syn. : var. *constricta* Fourtau 1913 ; (?) *E. cf. amygdala* Currie 1927.
— *Miolampas.*

ataxensis Cotteau 1889-1894

— Montagne d'Alaric, dans l'Aude (au S de Capendu ; La Bourdasse à Pradelles-en-Val) : Lutétien inférieur.
— Cotteau 1889-1894.
— Très rare.
— *Miolampas.*

Source : MNHN, Paris

atropha Lambert 1906c

— Minorque : Helvétien ; Ukraine occidentale : Miocène moyen.
— Lambert 1906c.
— Sous-espèce : *podolica* Szörényi 1953.
— Proche de la forme typique d'*E. angulata*.
— *Miolampas* (?).

baldacii Checchia-Rispoli 1917

— Sicile N (près d'Isnello) : Eocène moyen ; (?) Thrace turque (Çatalca) : Eocène moyen.
— Checchia-Rispoli 1917.
— *Macrolampas*.

barcinensis Lambert 1906c

— Portugal : Helvétien-Tortonien ; Province de Barcelone (Vilovi dans le Penedes) : Burdigalien (?) ; Hongrie (Comités de Sopron et d'Also-Feher) : Tortonien (Leithakalk) ; Ukraine W : Miocène moyen ; Roumanie (bassin de Beiuş) : Tortonien ; Yougoslavie (environs de Belgrade) : Miocène moyen ; Hatay (région d'Antioche) : Helvétien ; Sardaigne (province de Sassari) : Miocène moyen (?).
— De Loriol 1896 (sous le nom d'*E. hemisphaerica* var. *maxima*).
— Synon. : *E. hemisphaerica* var. *maxima*, *E. spanoi* Lovisato 1910, *E. lamarmorai* Lovisato *in* Lambert 1908 (*nomen nudum*).
— *Macrolampas*.

bathystoma Oppenheim 1902

— Trentin, Vénétie occidentale : Chattien ; Ligurie (Millesimo) : Oligocène supérieur.
— Venzo 1941.
— *Isolampas* à l'E.N.R. : non !

beaumonti Agassiz 1840

— Alpes-Maritimes : Auversien-Priabonien ; (?) Basses-Alpes (Les Scaffarels) : Ludien ; Piémont, Véronais, Vénétie : Priabonien ; (?) Bulgarie du S : Priabonien-Oligocène.
— Oppenheim 1900-1901.
— Syn. : *E. eurypyga* Agassiz 1840.
— Sous-espèce : *E. coquandi* Cotteau 1889-1894.
— *Cypholampas*.

benoisti Cotteau 1889-1894

— Médoc (Pauillac, Saint-Estèphe) : Eocène supérieur.
— Cotteau 1889-1894.
— *Miolampas*.

Source : MNHN, Paris

berticherensis Cotteau 1889-1894

— Oise (Bertichères près Chaumont-en-Vexin), Aisne (Septvaux, selon J. Roman, inédit), Bassin de Paris (exemplaire sans provenance, du Muséum, Paléontologie) : Lutétien inférieur.
— Cotteau 1889-1894.
— *Miolampas.*

biarritzensis Cotteau 1863

— Gironde (Listrac) : Lutétien inférieur ; Basses-Pyrénées (Biarritz : La Gourèpe, La Handia) : Lutétien supérieur ; Landes : Lutétien.
— Cotteau 1889-1894.
— *Cypholampas* (?).

blaviensis Cotteau 1889-1894

— Gironde (Blaye) : Lutétien supérieur.
— Cotteau 1889-1894.
— *Cypholampas.*

bonomii Venzo 1934

— Trentin (Monte Brione) : Chattien.
— Venzo 1934.
— Quelques rapports avec *E. luciani.*
— *Isolampas* selon l'auteur (?).

botellai Cotteau 1890 (1890-1891)

— Province d'Alicante (Monovar) : Eocène ou Oligocène (?).
— Cotteau 1890-1891.
— *Miolampas.*

bothriopygoides Lambert 1937

— Maroc méridional : Yprésien-Lutétien (Yprésien dès la base).
— Lambert 1937.
— *Isolampas.*

brachytona H. L. Clark *in* Arnold et Clark 1927

— Jamaïque : niveau (?) ; Cuba (province Pinar del Rio) : Eocène moyen.
— H. L. Clark *in* Arnold et Clark 1927.

bredeahensis de Loriol 1905

— WSW d'Oran, près de Brédéah : Vindobonien.
— De Loriol 1905.
— *Echinolampas.*

Source : MNHN, Paris

burdigalensis Agassiz 1840

— Gironde (notamment Blaye, Couquèques) : Lutétien supérieur ; Charente-Maritime (Saint-Palais), Listrac (Gironde) : Lutétien inférieur.
— Cotteau 1889-1894 (sous le nom d'*E. similis* (*non* Agassiz *in* Agassiz et Desor 1847)).
— Sous-espèces : *E. girundica* Matheron 1867, *E. linderi* Cotteau 1889-1894, *E. falloti* Cotteau 1889-1894 (transition avec *E. archiaci*).
— *Cypholampas*.
— Pl. X11, fig. 1-2.

cachaouensis Boussac 1911

— Biarritz (Lou Cachaou) : Ludien.
— Boussac 1911.
— *Cylindrolampas*.

calarensis Cotteau 1895

— Sardaigne (province de Cagliari) : Néogène inférieur (?) ; Piémont (Rosignano) : Helvétien.
— Cotteau 1895.
— Des rapports avec *E. lovisatoi*.
— Omis à l'E.N.R.

calvimontana Klein 1734 (*Scutum*)

— Bassin de Paris : Lutétien inférieur (zone 111) ; (?) Thrace turque : Eocène moyen.
— Cotteau 1889-1894.
— Syn. : *E. excentrica* Lamarck 1816 (*Clypeaster*), *E. columbaris* Agassiz 1840, *E. intermedia* Agassiz *in* Agassiz et Desor 1847 (vraisemblablement), *E. matheroni* Desmoulins 1870, *E. gracilis* Cotteau 1891b.
— *Miolampas*.

camagueyensis Weisbord 1934

— Cuba (Province Camagüey) : Oligocène supérieur.
— Weisbord 1934.
— *Miolampas*.

canavarii Checchia-Rispoli 1917

— Sicile (environs de Raguse) : Miocène moyen.
— Checchia-Rispoli 1917.
— *Miolampas*.

caranoi Checchia-Rispoli 1945-1946

— Somalie (Migiurtinia) : Eocène moyen.
— Checchia-Rispoli 1945-1946.
— *Miolampas*.

Source : MNHN, Paris

cartenniensis Pomel 1887

— Environs de Ténès, Dahra (massif de Miliana) : Burdigalien.
— Pomel 1887.
— Voisin d'*E. manzonii* Pomel 1883.
— *Miolampas* (?).

cassinellensis de Loriol 1899

— Piémont, Ligurie, Trentin, Vénétie : Stampien ; (?) Bulgarie du S : Priabonien-Oligocène.
— De Loriol 1899.
— Syn. : *E. laurillardi* Airaghi 1899 (*non* Agassiz).
— *Echinolampas.*

castroi Cotteau 1881

— Cuba (Matanzas, Habana) : Oligocène supérieur.
— Cotteau 1881.
— *Cypholampas.*

cavaionensis Venzo 1935

— Italie du N (Monte Moscal) : Aquitanien inférieur.
— Venzo 1935.
— *Isolampas* selon l'auteur (?).

cepa Thomas et Gauthier *in* Gauthier 1889

— Tunisie (Djebel Cherichira) : Oligocène inférieur ; Maroc (Rif oriental) : Oligocène ; (?) Bulgarie du S (Kardjali) : Priabonien.
— Cotteau 1889-1894.
— *Miolampas.*

chelone Pomel 1887

— Aïn Oumata (bordure S de la chaîne du Tessala) : Helvétien ou Tortonien ; bassin de la Tafna : Helvétien.
— Pomel 1887.
— Espèce nominale.
— *Macrolampas.*

cherichirensis Gauthier *in* Fourtau 1899b

— Tunisie (Atlas tunisien oriental) : Oligocène inférieur ; Maroc (Rif oriental) : Oligocène ; Algérie W (Djebel Menaouer, région de Sidi-bel-Abbès) : Oligocène ; Cyrénaïque : Oligocène inférieur et moyen ; Syrte : Oligocène inférieur ; Egypte (E de Siouah) ; (?) Bulgarie du S : Oligocène inférieur ; Iran(plateau central) : Eocène supérieur ou Oligocène.
— Cotteau 1889-1894 (sous le nom d'*E. perrieri* (*non* de Loriol)).
— Syn. : *E. perrieri* des auteurs.
— *E. aldrichi* en paraît assez voisin.
— *Miolampas.*

Source : MNHN, Paris

chiesai Airaghi 1939

— Syrte (Gifa) : Eocène supérieur.
— Airaghi 1939.
— Insuffisamment connu.
— *Isolampas.*

chuni Döderlein 1905 (*Palaeolampas*)

— Détroit de Siberut (Sumatra S) : 371 m.
— Döderlein 1906.
— *Psammolampas* (E.N.R.), *Palaeolampas* (Mortensen 1948b).

circularis Sanchez Roig 1953 (*Planilampas*)

— Cuba (San José de las Lajas, prov. Habana) : Oligocène supér.
— Sanchez Roig 1953.
— Certainement pas un *Planilampas.*

clarki Sanchez Roig 1953 (*Palaeolampas*)

— Jamaïque : niveau non précisé ; Cuba (Pinar del Rio) : Eocène moyen.
— Arnold et Clark 1927 (sous le nom de *Palaeolampas alta* H. L. Clark (*non* Duncan et Sladen)).
— Voisin d'*E. semiorbis.*
— *Palaeolampas.*

clauda Pomel 1887

— Dahra (Ouillis) : Miocène inférieur.
— Pomel 1887.
— *Psammolampas.*

clevei Cotteau 1875

— Cuba (Matanzas, Camagüey) : Eocène moyen et supérieur ; Saint-Barthélémy : Eocène supérieur ou moyen ; Jamaïque ; (?) Porto-Rico : Eocène.
— Jackson 1922.
— Syn. : *E. nuevitasensis* Weisbord 1934.
— *E. clevei* Arnold et Clark (*non* Cotteau) = *E. sandiegensis.*
— *Cylindrolampas.*

clypeolus Pomel 1887

— Algérie (Oranie : Grès de Boghari, région de Sidi-bel-Abbès) : Lattorfien.
— Pomel 1887 (figuré sous le nom d'*E. subangulata* (*non* Herklots)).
— Très voisin d'*E. cherichirensis.*
— *Miolampas.*

Source : MNHN, Paris

cojimarensis Sanchez Roig 1949

— Cuba (Cojimar : province Habana) : Oligocène supérieur.
— Sanchez Roig 1949.
— Espèce douteuse.
— *Miolampas.*

complanata Abich 1857

— Iran (île Koyun Dagh dans le lac Urmi) : Burdigalien (?) ; Syrie (environs d'Alep) : Vindobonien.
— Abich 1857.
— *Macrolampas.*

concava Hayasaka 1948

— Formose N (notamment au S de Taipeh) : Miocène, spécialement Miocène inférieur.
— Hayasaka et Morishita 1947 (comme *Echinolampas sp.* indét.).

conica Laube 1868

— Vicentin : base de l'Aquitanien (couches de Schio).
— Laube 1868.
— Souvent réuni à *E. discus.*
— *Palaeolampas.*

conoidea Pavay 1873

— Serbie N (Montagne Fruska Gora) : Tortonien (Leithakalk).
— Pavay 1873.
— *Macrolampas.*

contii de Loriol 1882

— Marche (environs de Camerino, San Severino) : Helvétien.
— De Loriol 1882.
— Forme jeune.
— *Aplolampas* à l'E.N.R. (genre à supprimer).

cotteaui Lambert 1906a

— Charente-Maritime (Saint-Palais), Gironde (Listrac) : Lutétien inférieur.
— Cotteau 1889-1894 (sous le nom d'*E. heberti* Cotteau 1883 *non* 1862).
— Syn. : *E. peyroti* Castex 1930.
— *Cylindrolampas.*

crameri de Loriol 1880

— Egypte : Eocène supérieur (surtout Lédien) ; Cyrénaïque (Barce) : Eocène supérieur (probablement Lédien) ; Tripolitaine : Eocène moyen et supérieur ; Syrte : Eocène supérieur.

Source : MNHN, Paris

— De Loniol 1880.
— Syn. : *E. barcensis* Tavani 1946.
— *Isolampas.*

crassa Bell 1880 (*Palaeolampas*)

— Afrique du S, du Cap de Bonne-Espérance à East London ; 25-500 m.
— Mortensen 1948b.
— Espèce type de *Palaeolampas.*

cremai Checchia-Rispoli 1926

— Cyrénaïque (environs de Bengasi) : Langhien.
— Checchia-Rispoli 1926.
— *Macrolampas* (peut-être).

curta Agassiz *in* Agassiz et Desor 1847

— Alpes-Maritimes : Priabonien ; Vicentin (notamment Vérone) : Eocène moyen ; Aragon (La Passerella, Roda) : Eocène supérieur.
— Bittner 1877 (sous le nom d'*E. obesa nov.*).
— *Cylindrolampas.*

cuvillieri Lambert *in* Lambert et Jacquet 1936b

— Sénégal W : Lutétien.
— Tessier 1952.
— Syn. : *E. jacqueti* Lambert *in* Lambert et Jacquet 1936b.
— Sous-espèce : var. *elongata* Tessier 1952.
— *Isolampas.*

cytherea Stefanini 1911

— Cerigo (= Cythère) (Mer Egée) : Pliocène.
— Stefanini 1911.
— Assez voisin d'*E. meslei.*
— *Miolampas.*

dacica Vadasz 1915

— Hongrie (comité d'Also-Feher) : Vindobonien.
— Vadasz 1915.
— Syn. : var. *humilis* Vadasz 1915.
— Omis à l'E.N.R.

damesi Duncan et Sladen 1883

— Kutch : Lutétien supérieur.
— Duncan et Sladen 1883.
— *Miolampas.*

Source : MNHN, Paris

degregorioi Checchia-Rispoli 1917

— Sicile N (Serra Guardiola près Isnello) : Eocène moyen.
— Checchia-Rispoli 1917.
— Assez mal connu.
— *Macrolampas.*

delorenzoi Mirigliano 1938

— Campanie : « Formazione arenacea di Castel San Lorenzo » = Miocène indéterminé ; Syrie (désert syrien) : Oligocène.
— Mirigliano 1938.
— *Miolampas.*

depressa Gray 1851

— Indes occidentales, des Barbades à la Floride ; 65-210 m ; (?) Riou-Kiou N (Tokunoshima) : Pléistocène.
— A. Agassiz 1872-1874 (*pars*) (pl. 16, fig. 8-16 = *Conolampas sigsbei*).
— Syn. : *E. caratomoides* A. Agassiz 1869, *E. blakei* Lambert.
— *Miolampas.*

deshayesi Desor *in* Agassiz et Desor 1847 (*hayesiana*)

— Oran : Tortonien ; Monts de la Mina, Bassin de la Tafna, Sig, Perrégaux : Vindobonien ; Rif oriental (Melilla) : Tortonien ; (?) Espagne S (Almeria).
— Pomel 1887 (*hayesiana*).
— Syn. : *Progonolampas candeli* Lambert 1931.
— *Psammolampas.*

difficilis Duncan et Sladen 1884

— Sind occidental (environs de Laki) : Oligocène (Nari).
— Duncan et Sladen 1884.
— *Miolampas.*

dilatata Agassiz 1839

— Alpes suisses (Schwyz) : Lutétien supérieur ; Carinthie, Hongrie, Transylvanie, Anatolie (Phrygie), (?) Thrace turque : Lutétien.
— Ooster 1865 (*E. affinis* var. *dilatata*), Roman 1961.
— Syn. : *E. affinis* des auteurs (*non* Goldfuss).
— *Miolampas.*

dinanensis Tournouër 1868

— Bretagne et Anjou (« Faluns ») : Helvétien.
— Seunes 1896.
— Syn. : var. *gahardensis* Seunes.
— *Echinolampas.*

Source : MNHN, Paris

discoidea d'Archiac 1850

— Sind W : Oligocène supérieur (Upper Nari) ; Somalie : Oligocène ; Tanganyika (Lindi) : Oligocène supérieur.
— Duncan et Sladen 1884.
— *Macrolampas.*

discus Desor 1857

— Vicentin, Vénétie : Aquitanien-Burdigalien (couches de Schio) ; Province d'Alicante ; Cyrénaïque : Aquitanien.
— Venzo 1934-1935.
— *Macrolampas.*

dispar von Fritsch 1875

— SE de Bornéo (Pengaro) : Oligocène.
— Von Fritsch 1875.
— *Pliolampas* à l'E.N.R. (!).

distefaniana Checchia-Rispoli 1903

— Italie centrale (Monte Gargano) : Eocène moyen.
— Checchia-Rispoli 1903.
— Mal connu.
— *Macrolampas* (?).

dollfusi Cotteau 1889-1894

— Seine-et-Oise (Saillancourt) : Lutétien inférieur.
— Cotteau 1889-1894.
— Très rare.
— *Miolampas.*

dorsalis Agassiz *in* Agassiz et Desor 1847

— Charente-Maritime (Saint-Palais) : Lutétien inférieur ; Couquèques (Gironde) : Lutétien supérieur ; (?) Saint-Seurin de Cadourne (Gironde) : Lédien ; (?) île de Rhodes : Lutétien ; (?) Anatolie NW (Bolu).
— Cotteau 1889-1894.
— Syn. : *E. subdorsata* Desor *in* Agassiz et Desor 1847.
— Sous-espèce : var. *brionensis* Fabre 1939.
— *Cypholampas* (?).

dowsoni Fourtau 1913

— Egypte (près d'Assiut) : Lutétien inférieur.
— Fourtau 1913.
— *Miolampas.*

Source : MNHN, Paris

dubaleni Castex 1930

— Landes : Lutétien.
— Castex 1930.
— Affinités avec *E. jacquoti*.

dumasi Cotteau 1893

— Faluns de l'Anjou : Helvétien ; (?) Bia près Pest (Hongrie) : Tortonien (Leithakalk) ; (?) Slovaquie : Tortonien.
— Cotteau 1893.
— Peut-être sous-espèce d'*E. dinanensis*.
— *Echinolampas*.

duncani Cotteau 1889-1894 (1890)

— Sind W : Lutétien inférieur (Laki).
— Duncan et Sladen 1884 (sous le nom d'*E. obesa* (*non* Bittner)).
— Syn. : *E. khirtharensis* Thiéry 1909.
— *Cylindrolampas* plutôt que *Miolampas*.

duponti Cotteau 1880a

— Près Bruxelles (Forest) : Lutétien supérieur.
— Cotteau 1880a.
— *Miolampas*.

elevata Böhm 1882

— Ile Madura (Indonésie) : Miocène récent.
— Böhm 1882.
— Syn. : *E. madurensis* K. Martin 1918, *E. madurae* Lambert 1921 *in* Lambert et Thiéry 1909-1925.
— *Miolampas* ou *Echinolampas* (?).

ellipsoidalis d'Archiac 1846

— Biarritz (La Gourèpe, Peyreblanque) : Lutétien supérieur ; Landes : Lutétien ; Aude (Moussoulens) : Lutétien inférieur ; Puebla de Roda (Aragon) : Lutétien inférieur.
— Cotteau 1889-1894.
— Syn. : var. *chalossensis* Castex 1930.
— *Cylindrolampas*.

elliptica Münster *in* Goldfuss 1826 (*Clypeaster*)

— Bavière (Kressenberg), Suisse (Alpes d'Unterwalden) : Lutétien.
— Goldfuss 1826.
— *Cypholampas* à l'E.N.R. : plutôt *Cylindrolampas* (?).

eocenica Sanchez Roig 1953

— Cuba (Province de Pinar del Rio) : Eocène moyen.
— Sanchez Roig 1953.

Source : MNHN, Paris

— Mal connu, figures insuffisantes.
— *Cypholampas.*

escheri Agassiz 1839

— Alpes suisses (Schwyz, Appenzell) : Lutétien ; Alpes bavaroises, Carinthie, Hongrie, Transylvanie, (?) Thrace turque : Lutétien et parfois Lédien.
— De Loniol 1875.
— *Miolampas.*

esnehensis Fourtau 1913

— Haute Egypte : Eocène inférieur.
— Fourtau 1913.
— Mal connu.
— *Miolampas* (?).

eurysoma Agassiz 1839

— Canton de Schwyz : Lutétien.
— De Loniol 1875.
— Peut-être sous-espèce d'*E. escheri.*
— *Miolampas.*

farafrahensis Gauthier *in* Fourtau 1900

— Egypte : Désert libyque (Farafrah) : Eocène inférieur, probablement Yprésien.
— Fourtau 1900.
— Mal connu.
— *Isolampas.*

feddeni Duncan et Sladen 1883

— Kutch : Lutétien supérieur.
— Duncan et Sladen 1883.
— *Palaeolampas.*

feiranensis Gregory 1906

— Sinaï (Wadi Feiran) : Eocène moyen.
— Gregory 1906.
— Mal connu.
— *Isolampas* (?).

flexuosa Pomel 1887

— Djebel Djambeida près Cherchell, Beni-Messous (Basse-Kabylie), détroit de Tiaret : Burdigalien.
— Pomel 1887.
— *Miolampas.*

Source : MNHN, Paris

florescens Pomel 1885

— Oranie (environs de Dublineau, Kef Irhoud, Djebel Menaouer) : Oligocène supérieur ; (?) Bulgarie du S : Priabonien.
— Pomel 1885.
— Syn. : var. *avellana, coarctata, subpyguroides* Pomel 1887.
— *Isolampas* (?).
— Pl. VI, fig. 5.

fraasi de Loriol 1880

— Egypte : déserts libyque et arabique, Sinaï : Eocène moyen ; Somalie : Eocène moyen ;
— De Loriol 1880, Kier 1957.
— Peut-être sous-espèce d'*E. africana*.
— Syn. : *E. migliorinii* (*non* Venzo) et *E. migiurtina* Checchia-Rispoli 1945-1946.
— *Palaeolampas*.

francei Desmoulins 1837

— Molasse de Vence (Alpes-Maritimes), les Angles (Gard) : Burdigalien.
— Lambert 1906a.
— Très mal connu.
— *Palaeolampas*.

galerus Mazzetti 1894

— Province de Vicence (Fumane) : Eocène.
— Mazzetti 1894.
— *Cylindrolampas*.

gambierensis Woods 1867

— Victoria, Australie du S (Mont Gambier notamment) : Oligocène supérieur ou Miocène inférieur.
— Gregory 1890 (sous le nom d'*E. ovulum*).
— Syn. : *E. ovulum* Laube 1869, *E. australis* Woods *in* Etheridge 1878 (*nomen nudum*).
— *Miolampas*.

garciai Sanchez Roig 1952

— Cuba (province Oriente) : Miocène.
— Sanchez Roig 1952.
— *Isolampas* (?).

gigantea Pavay 1871

— Transylvanie (Siebenbürgen) : Bartonien (Lédien ?) ; Hongrie : Lédien ou Lutétien supérieur.

Source : MNHN, Paris

— Koch 1885.
— *Macrolampas* : non.

gigas Sanchez Roig 1953

— Cuba (province Habana) : Miocène inférieur.
— Sanchez Roig 1953.
— *Macrolampas*.

gignouxi Lambert 1933

— Madagascar NW (NE de la presqu'île de Narinda) : Lutétien supérieur.
— Lambert 1933.
— *Cylindrolampas*.

globulosa Sanchez Roig 1952

— Cuba (province Las Villas) : Oligocène supérieur.
— Sanchez Roig 1952.
— *Isolampas* : non !

globulus Laube 1868

— Vénétie : surtout Eocène moyen (Priabonien aussi) ; Trentin, Monte Gargano : Eocène moyen ; Istrie ; Anatolie (J. Roman, inédit) ; Egypte : Eocène inférieur (sous-espèce *amygdalina*) ; Egypte, Sinaï, Cyrénaïque : Eocène supérieur ; Tripolitaine : Eocène moyen et supérieur.
— De Loriol 1880.
— Syn. : *E. inflata* Laube 1868.
— Sous-espèce : *E. amygdalina* Mayer-Eymar 1898 ; syn. : var. *minor* de Loriol 1883b, *Caratomus londinianus* Mayer-Eymar 1898.
— *Cypholampas*.

goujoni Pomel 1888

— Algérie (Djebel Dekma près Souk Ahras), Atlas tunisien oriental : Lutétien supérieur ; Libye (inédit).
— Gauthier 1889, Cotteau 1889-1894.
— *Isolampas*.
— Pl. 11, fig. 2-4.

greeni Fourtau 1913

— Egypte : Désert libyque (Moeleh) : Eocène moyen.
— Fourtau 1913.
— *Isolampas*.

grossouvrei Gauthier *in* de Morgan 1902

— Perse (Soh, au N d'Ispahan) : Lutétien ; Anatolie (environs d'Ankara) : Eocène moyen.

Source : MNHN, Paris

— Gauthier *in* de Morgan 1902.
— *Palaeolampas*.

guebhardi Lambert 1906a

— Alpes-Maritimes (Molasse de Vence) : Burdigalien (?).
— Lambert 1906a.
— *Macrolampas*.

haimei Duncan et Sladen 1883

— Kutch : Lutétien supérieur.
— Duncan et Sladen 1883.
— *Miolampas*.

hanguensis Davies 1943

— Pakistan N (Kohat-Potwar Basin) : Paléocène (Lower Ranikot).
— Davies 1943.
— *Isolampas* (?).
— Pl. XII, fig. 3.

heberti Cotteau 1862 (*Pygaulus*)

— Manche : Lutétien supérieur ; Loire-Atlantique : Lutétien ; Venables (Eure), Saillancourt (Seine-et-Oise) : Lutétien.
— Cotteau 1889-1894 (sous le nom d'*E. francei* (*non* Desml.)).
— Syn. : *E. lamberti* Cotteau 1889-1894.
— *Cylindrolampas*.
— Pl. I, fig. 5-7.

heinzi Peron et Gauthier 1891

— Algérie (environs de Lambèse, au SE de Batna) : Burdigalien ; Cyrénaïque (Porto Badia) : Burdigalien ; (?) Anatolie SE (région de Marasch) : Miocène moyen (?).
— Peron et Gauthier 1891.
— *Palaeolampas* : non ! *Macrolampas* (?).

hemisphaerica Lamarck 1816 (*Clypeaster*)

— Portugal : Burdigalien-Helvétien ; France : Bordelais (Burdigalien-Helvétien), Landes (Helvétien), Bassin du Rhône (Burdigalien et Tortonien), Corse (Burdigalien (?)) ; Piémont : Helvétien ; Calabre : Burdigalien ; Sardaigne : Helvétien ; Algérie occidentale : Helvétien et Tortonien ; Bassin de Vienne : Vindobonien ; Hongrie : Tortonien (Leithakalk) ; Roumanie : Tortonien ; Ukraine W : Miocène moyen ; Anatolie : Miocène inférieur et moyen ; régions d'Antioche et d'Alep : Vindobonien ; Egypte : Vindobonien ; Cyrénaïque : Burdigalien-Helvétien ; (?) Cuba : Oligocène supérieur ou Miocène inférieur.
— De Loriol 1896.
— Syn. : *E. linkii* Goldfuss 1826 (*Clypeaster*), var. *rhodensis* Laube

Source : MNHN, Paris

1871, *E. subhemisphaerica* Pomel 1887, *E. pomeli* Peron et Gauthier 1891, *E. deydieri* Lambert 1913, var. *cyrenaica* Desio 1929, var. *bardiensis* Desio 1929, (?) var. *cubensis* Palmer *in* Sanchez Roig 1949.
— Sous-espèce : *E. sayni* Lambert 1913.
— A exclure : var. *maxima* de Loriol 1896 = *E. barcinensis*.
— *Macrolampas*.

heteropora Lambert *in* Lambert et Thiéry 1909-1925 (1921)

— Bavière (Kressenberg) : Lutétien.
— Quenstedt 1875 (comme *Cassidulus cf. ellipticus*).
— *Miolampas*.

hoffmanni Desor *in* Agassiz et Desor 1847

— Bassin méditerranéen : apparu au Pliocène supérieur, apogée au Sicilien, disparition au Tyrrhénien. Lucanie, Pianosa (Mer Tyrrhénienne) : Pliocène ; (?) Calabre : « Post-Pliocène » ; Sicile : Pliocène et surtout Sicilien ; Algérie (région d'Oran, Cap Figalo : Pliocène ; Madar) ; Tunisie (Cap Bon, île Kouriat) : Pliocène ; Rhodes : Quaternaire ancien ; Chypre ; Rio de Oro (Cap Juby) : Pliocène.
— Checchia-Rispoli 1907.
— Syn. : *E. orbignyi* Cotteau 1876.
— *Macrolampas*.

hovelacquei Cotteau 1889b

— Aragon (La Puebla de Roda) : Lutétien inférieur.
— Cotteau 1889b.
— *Miolampas*.

humei Fourtau 1913

— Egypte (entre les oasis de Doungoul et Nekhela, Djebel Katkout) : Yprésien.
— Fourtau 1913.
— Très proche d'*E. praecedens* Mayer-Eymar 1898 (mal connu).
— *Cylindrolampas* (?).

hungarica Dornyay 1913 (*Conoclypeus*)

— Tatra (Slovaquie) : Eocène moyen.
— Dornyay 1916.
— *Palaeolampas*.

hydrocephala Oppenheim 1900-1901

— Vénétie moyenne (Possagno) : Priabonien.
— Oppenheim 1900-1901.
— *Echinolampas*.

Source : MNHN, Paris

icosiensis Pomel 1887

— Kabylie (Camp du Maréchal, Beni-Messous près Alger) : Burdigalien.
— Colom et Muraour 1956.
— Mal connu.
— *Psammolampas.*

inaequalis Pomel 1887

— Algérie (Dahra : Ouillis ; Ouarsenis oriental : Teniet-el-Haad; Hodna) : Burdigalien.
— Pomel 1885-1887.
— *Psammolampas.*

inaequiflos Lambert *in* Doncieux 1905a

— Hérault (Minerve) ; Aude (Comigne) : Lutétien inférieur.
— Lambert *in* Doncieux 1905a.
— *Miolampas.*

indica Duncan et Sladen 1883

— Kutch : Miocène inférieur.
— Duncan et Sladen 1883.
— *Echinolampas.*

insignis Duncan et Sladen 1883

— Kutch : Lutétien supérieur.
— Duncan et Sladen 1883.
— *Macrolampas.*

istriana Bittner 1880

— Istrie : Priabonien inférieur.
— Bittner 1880.
— Proche d'*E. luciani.*
— *Miolampas.*

italica Lambert 1906c

— Romagne (colline de Bologne), Emilie (Montese, etc.) : Helvétien ; (?) Hongrie (Comité Also-Feher) : Miocène moyen.
— Manzoni 1880 (sous le nom d'*E. hemisphaericus non* Lmk), Stefanini 1908.
— *Psammolampas.*

jacquemonti d'Archiac et Haime 1853

— Sind W : Miocène inférieur (Gaj) ; Kutch : Miocène inférieur ; Birmanie SW : Miocène inférieur (?) (Pegu Stage) ; S de la Perse (Zagros) :

Source : MNHN, Paris

Helvétien et Tortonien (Lower and *m*iddle Fars series) ; Somalie : (?) Miocène inférieur ; (?) Zululand : Burdigalien ; S du Mozambique : Miocène inférieur (Formation de Santiago) ; Formose N : Miocène.
— Duncan et Sladen 1885.
— Voisin d'*E. ovata*.
— *Echinolampas*.

jacquoti Cotteau 1889-1894

— Biarritz (La Gourèpe) : Lutétien supérieur ; Landes : Lutétien ; (?) Bulgarie du S (Kardjali) : Priabonien.
— Cotteau 1889-1894.
— Synon. : *E. bouillei* Cotteau 1890 (*non* 1873 *in* de Bouillé), *E. neuvillei* Castex 1930.
— *Miolampas*.

junasensis de Loriol 1902

— Gard (Junas) : Burdigalien.
— De Loriol 1902.
— *Psammolampas*.

justinae Oppenheim 1900-1901

— Vénétie médiane (près de Possagno) : Priabonien.
— Oppenheim 1900-1901.
— *Miolampas* (?).

juvenilis Duncan et Sladen 1884

— Sind W : Lutétien supérieur (Kirthar).
— Duncan et Sladen 1884.
— *Isolampas* (?).

kachensis Duncan et Sladen 1883

— Kutch : Lutétien supérieur.
— Duncan et Sladen 1883.
— *Miolampas* (?).

keiensis Mortensen 1949 (*Planilampas*)

— Iles Kei dans la Mer d'Arafura (SW de la Nouvelle-Guinée) : 245-290 *m* ; E de Zamboanga (Mindanao, Philippines) : 400 m.
— Mortensen 1948b.
— Syn. : *E. oviformis* A. Agassiz 1881 (*non* Gmelin).

kleini Goldfuss 1826 (*Clypeaster*)

— Westphalie (Doberg près de Bünde notamment) : Oligocène supérieur (Chattien).
— Goldfuss 1826, Ebert 1889.

Source : MNHN, Paris

— Syn. : var. *alta, conoidea, exporrecta, goldfussi, subhemisphaerica* Ebert ; *E. eberti* Oppenheim 1898 (cas pathologique).
— Sous-espèces : *E. planulata* Ebert, *E. hauchecornei* Ebert.
— *Macrolampas.*

koreana H. L. Clark 1925

— Détroit de Corée : 73 m.
— H. L. Clark 1925, Mortensen 1948b.
— Voisin d'*E. alexandri.*
— *Echinolampas.*

kugleri Jeannet 1959

— Trinité (Morne Diablo Quarry) : Oligocène supérieur.
— Jeannet 1959.
— *Cylindrolampas* (?).

lagoi Airaghi 1903 (*Conolampas*)

— Vénétie (Valdagno au NW de Vicence) : Eocène moyen.
— Airaghi 1903.
— Mal connu.
— *Palaeolampas* (?).

lehoni Cotteau 1880a (*Caralomus*)

— Belgique (Saint-Gilles) : Lutétien supérieur.
— Kier 1962.
— Espèce type de *Sphelatus* Pomel 1883.

lepadiformis Duncan et Sladen 1884

— Sind W : Lutétien inférieur (Laki inférieur).
— Duncan et Sladen 1884.
— *Isolampas.*

lepsiusi Oppenheim 1898

— Trentin : Eocène moyen.
— Oppenheim 1898.
— *Cypholampas* (?).

lesparrensis Cotteau 1889-1894

— Gironde (Médoc) : Lédien (calcaire de Saint-Yzans).
— Cotteau 1889-1894, Farre 1939.
— *Cypholampas.*

letourneuxi Pomel 1887 (*Conolampas*)

— Tunisie (Enfida) : Burdigalien (?).

Source : MNHN, Paris

— Pomel 1887 (nominal).
— *Palaeolampas*.

leymeriei Cotteau 1863

— Montagne d'Alaric (Aude), Montagne Noire et Minervois (Aude et Hérault) : Lutétien inférieur ; Landes (Coudures) : Lutétien ; Catalogne (Monfalco) : Lutétien inférieur ; Carinthie : Lutétien supérieur ; (?) Bulgarie : Lutétien et Priabonien.
— Cotteau 1889-1894.
— Syn. : *E. aff. subcylindrica* Collignon 1930.
— *Miolampas* (?).

libycs de Loriol 1883b

— Egypte : Désert libyque (E de Siouah) : Eocène moyen ; (?) Syrte : Oligocène.
— De Loriol 1883b.
— *Cylindrolampas*.

linaresi Cotteau 1890-1891

— Province d'Alicante (Callosa) : Lutétien ; Phrygie (forme affine) : Lutétien.
— Cotteau 1890-1891.
— *Echinolampas* (?).

lorioli Stefanini 1908b

— Emilie (Montese, S. Maria Vigliana) : Miocène moyen ; Marche (San Severino) : Helvétien.
— Stefanini 1908b.
— *Miolampas*.

lovisstoi Cotteau 1895

— Sardaigne (côte W près Capo Mannu) : Helvétien (?) ; (?) Portugal.
— Cotteau 1895.
— *Echinolampas*.

lucentina Cotteau 1890-1891

— Province d'Alicante : Oligocène (?).
— Cotteau 1890-1891.
— *Cylindrolampas* (?).

luciani Taramelli 1874

— Istrie : Lutétien.
— Bittner 1880.
— *Miolampas*.

Source : MNHN, Paris

lycopersica Guppy 1866

— Cuba (provinces Pinar del Rio, Matanzas, Oriente, Habana, Camagüey) : Oligocène supérieur-Miocène inférieur ; Jamaïque ; Porto-Rico : Oligocène moyen et supérieur ; Anguilla : Miocène inférieur ; Saint-Martin, Barbade : Oligocène supérieur ou Miocène inférieur ; Antigua : Oligocène ; Trinité : Oligocène supérieur ; Venezuela (Falcon) : Miocène moyen.
— Jackson 1922.
— Syn. : *E. anguillae* Cotteau 1875.
— *Echinolampas.*

lycopolitana Fourtau 1913

— Egypte (près d'Assiut, etc.) : Lutétien inférieur.
— Fourtau 1913.
— *Miolampas* (?).

macphersoni Cotteau 1890-1891

— Province d'Alicante (Callosa) : Lutétien (?).
— Cotteau 1890-1891.
— *Miolampas.*

macrostoma Lambert 1936b

— Sénégal W (Vendou Panal, Darou Kafor, N'Gohé) : Lutétien (?) Sahara E (Tinrhert) : Eocène inférieur.
— Lambert 1936b.
— *Isolampas.*

manzonii Pomel 1883

— Colline de Bologne : Helvétien ; Malte : Burdigalien.
— Manzoni 1880 (sous le nom d'*E. depressa non* Gray).
— Proche d'*E. angulata.*
— *Psammolampas.*

maresi Peron et Gauthier *in* Cotteau, Peron et Gauthier 1885

— Oranie (Kef Irhoud) : Oligocène supérieur.
— Cotteau 1889-1894.
— Très mal connu.
— *Miolampas* (?).

marioi Roman (*nov. nom.*) (1)

— Cuba (province Pinar del Rio) : Eocène moyen.

(1) *Derivatio nominis* : espèce dédiée à Mario Sanchez Roig.

Source : MNHN, Paris

— Sanchez Roig 1953 (sous le nom de *Palaeolampas elongata, non E. elongata* Laube 1868).
— Mal connu.

mattseeensis Quenstedt 1875

— Mattsee (N de Salzburg) : Lutétien.
— Quenstedt 1875.
— *Miolampas* à l'E.N.R. : plutôt *Cylindrolampas*.

mediana Quenstedt 1875 (*Clypeaster*)

— Alpes bavaroises (Kressenberg) : Lutétien.
— Quenstedt 1875.
— Très voisin d'*E. aequidilatata*.
— *Palaeolampas*.

menchikoffi Lambert 1935a

— Egypte : Désert libyque (région de Farafrah près d'Aïn Della) : Eocène moyen ou inférieur (?).
— Lambert 1935a.
— *Isolampas* (?).

meslei Gauthier *in* Fourtau 1901

— Tunisie (îles Kouriat près Monastir, (?) SE du lac de Bizerte), Egypte (Gebel Chelloul au S de Gizeh) : Pliocène.
— Gauthier *in* Fourtau 1901.
— *Echinolampas*.

mestrei Sanchez Roig 1924

— Cuba (San José de las Lajas : province Habana) : Oligocène supérieur.
— Sanchez Roig 1926.
— *Palaeolampas* (?).

mexicana Lambert 1928

— E du Mexique (région de Topila) : Oligocène moyen-Néogène (?).
— Lambert 1928.
— *Miolampas*.

migliorinii Venzo 1934

— Ile de Rhodes : Lutétien.
— Venzo 1934.
— Voisin d'*E. globulus*.
— *Cylindrolampas*.

Source : MNHN, Paris

miniehensis Mayer-Eymar 1898

— Egypte (Minieh) : Eocène moyen.
— Mayer-Eymar 1898.
— Très mal connu.

moelehensis Fourtau 1913

— Egypte (SW de Moeleh), Syrte : Eocène supérieur.
— Fourtau 1913.
— *Isolampas*.

mokattamensis Fourtau 1913

— Egypte (Mokattam) : Eocène moyen.
— Fourtau 1913.
— *Isolampas* (?).

montevialensis von Schauroth 1865

— Vicentin (Monte Viale) : Oligocène inférieur (Nummulitenkalk).
— Von Schauroth 1865.
— Syn. : *E. beaumontii* Laube 1868 (*non* Ag.).
— Mal connu.
— *Palaeolampas* (?).

morgadesi Lambert 1902

— Province de Barcelone : Lutétien.
— Lambert 1902.
— Mal connu.
— *Miolampas*.

morgani Cotteau 1890b

— Australie du S (Mont Gambier) : Oligocène ou Miocène (?).
— Cotteau 1890b.
— Proche d'*E. posterocrassa*.
— *Isolampas* (?).

moronensis Sanchez Roig 1953

— Cuba (province Camagüey) : Oligocène supérieur.
— Sanchez Roig 1953.
— Mal connu.
— *Progonolampas* selon l'Auteur.

munozi Sanchez Roig 1949

— Cuba (Cerca de Colon : province Matanzas) : Oligocène supérieur.
— Sanchez Roig 1949.
— *Palaeolampas*.

Source : MNHN, Paris

nucleus Matheron *in* Cotteau 1889-1894

— Gironde (Saint-Estèphe, Vertheuil) : Eocène supérieur.
— Cotteau 1889-1894.
— *Miolampas* (?).

nummulitica Duncan et Sladen 1884

— Sind occidental : série de Laki (Lutétien inférieur) ; Libye (région de la Syrte) (inédit).
— Duncan et Sladen 1884.
— *Macrolampas* (E. N. R.) ; plutôt *Palaeolampas*.

oligocena Pavay 1874 (*Conoclypeus*)

— Hongrie (environs de Budapest : Ofner Mergel) : Oligocène moyen.
— Pavay 1874.
— Très mal connu.

oliverai Marchesini Santos 1958 (*Anisopetalus*)

— Brésil nord (état de Para) : Miocène inférieur (formation Pirabas)
— Marchesini Santos 1958.
— *Echinolampas* comme l'a reconnu Kier (1962).

omanensis Clegg 1933

— Arabie (Bandar Jissa près Mascate, Oman) : Eocène moyen.
— Clegg 1933.

oppenheimi Airaghi 1903

— Véronais (sans précision) : Eocène (sans précision).
— Airaghi 1903.
— *Cylindrolampas*.

orcagnana Oppenheim 1902

— Trentin (Val Orcagna) : Aquitanien.
— Oppenheim 1902.
— *Miolampas*.

orlebari Gauthier *in* Fourtau 1901

— Egypte (Gebel Geneffé, Dar el Beda) : Burdigalien ; (?) Cyrénaïque (Marmarique) : Porto Badia : Burdigalien, Aïn Gazala : Helvétien.
— Gauthier *in* Fourtau 1901.
— *Miolampas*.

osiris Desor *in* Agassiz et Desor 1847 (*Conoclypus*)

— Egypte : Eocène moyen.
— De Loriol 1880.
— *Palaeolampas*.

Source : MNHN, Paris

ottellii Taramelli 1868-1869

— Frioul oriental (Ottellio di Buttrio près Udine) : Lutétien supérieur ou Auversien inférieur.
— Taramelli 1868-1869.
— *Miolampas.*

ovalis Bory de Saint-Vincent 1824 (*Galeriles*)

— Bordelais (Médoc) et Blayais : Eocène supérieur (à tous les niveaux) ; (?) Véronais : Priabonien ; île de Rhodes : Lutétien ; Egypte : Lutétien et surtout Priabonien ; Anatolie (Bolu).
— Cotteau 1889-1894.
— Syn. : var. *medulensis* Fabre 1939, var. *aegyptiaca* Fourtau 1913.
— Sous-espèce : *E. bigadanensis* Cotteau 1889-1894.
— *Cypholampas.*
— Pl. VI, fig. 3.

ovata Leske 1778 (*Echinanthus*)

— Mer Rouge, Océan indien (zone tropicale) : 9-75 m ; Java : (?) Rembang : Miocène ancien, Tjidamar : Miocène indéterminé.
— Mortensen 1948b.
— Syn. : *E. oviformis* Gmelin 1788, *E. angulosa* Mc Clelland 1840, *E. castanea* Alcock 1893, *E. orientalis* (Seba 1758) Gray 1825.
— *Echinolampas.*
— Espèce type du genre.

paraensis Marchesini Santos 1958

— Brésil nord (état de Para) : Miocène inférieur (formation Pirabas).
— Marchesini Santos 1958.
— *Macrolampas.*

paragoga H. L. Clark *in* Arnold et Clark 1927

— Jamaïque : Oligocène supérieur (?).
— H. L. Clark *in* Arnold et Clark 1927.
— Espèce douteuse, certains exemplaires étant des *E. lycopersica* (Gordon 1963).

parmularia Lambert 1913

— Gard (Junas) : Burdigalien ; (?) Croatie-Slavonie : Tortonien.
— Lambert 1913.
— *Psammolampas.*

parolinii Oppenheim 1902

— Vénétie (Gambugliano) : Stampien.
— Oppenheim 1902.
— *Miolampas.*

Source : MNHN, Paris

paronai Checchia-Rispoli 1917

— Sicile (environs de Raguse) : Miocène moyen.
— Checchia-Rispoli 1917.
— *Macrolampas*.

parvula Lambert 1936a

— Madagascar SW (Tongobory et Maropia dans la province de Tuléar) : Yprésien.
— Lambert 1936a.

percrassa Meznerics 1941

— Hongrie W (Kemence dans le comité de Sopron) : Vindobonien.
— Meznerics 1941.

peroni Stefanini 1908b

— Emilie (Montese) : Miocène moyen.
— Stefanini 1908b.
— Espèce mal connue.
— *Miolampas*.

perrieri de Loriol 1880

— Egypte : Lutétien et surtout Eocène supérieur ; (?) Bulgarie du S : Priabonien.
— De Loriol 1880.
— *E. perrieri* des auteurs = *E. cherichirensis* Gauthier.
— *Cypholampas*.

pharaonum Fourtau 1913

— Egypte (SE de Moeleh) : Eocène moyen.
— Fourtau 1913.
— *Isolampas*.

placenta Duncan et Sladen 1884

— Sind occidental : Oligocène ; (?) Irak (zone septentrionale) : Burdigalien (?).
— Duncan et Sladen 1884.
— *Macrolampas*.

plateia H. L. Clark *in* Arnold et Clark 1927 (*Palaeolampas*)

— Jamaïque (Montpelier, Saint-James Parish) : Eocène (?) ; Cuba (province Pinar del Rio) : Eocène moyen.
— H. L. Clark *in* Arnold et Clark 1927.
— *Palaeolampas*.

Source : MNHN, Paris

plesiobathystoma Szörényi 1929

— Hongrie (environs de Budapest : marne de Buda) : Lattorfien.
— Szörényi 1929.
— *Echinolampas s. str.* (?).

polita Lamarck 1816 (*Clypeaster*)

— Vénétie : Priabonien ; Alpes-Maritimes : Priabonien ; Toscane (Sienne) : (?) Priabonien ; Anatolie centrale (Yozgat) (forme affine) : Lutétien (?) ; (?) Charente-Maritime (Saint-Palais) : Lutétien inférieur.
— Quenstedt 1875.
— Syn. : *E. quenstedti* Oppenheim 1902, *E. schlotheimi* Oppenheim 1902.
— *Cylindrolampas.*
— Pl. I, fig. 1-3.

posagnensis Lambert 1921 *in* Lambert et Thiéry 1909-1925

— Vénétie (Possagno) : Priabonien.
— Oppenheim 1900-1901 (sous le nom d'*E. montevialensis, non* Schauroth).
— *Cypholampas* : non !

posterocrassa Gregory 1890

— Australie du S, Victoria : Oligocène supérieur ou Miocène inférieur (?) ; (?) Tasmanie (Table Cap).
— Gregory 1890.
— Syn. : *Progonolampas novaehollandiae* Bittner 1892.
— *Miolampas.*

posterolata Gregory 1891

— Malte : Oligocène (probablement Aquitanien).
— Wright 1864 (sous le nom d'*E. scutiformis*).
— *Isolampas* : non ! plutôt *Macrolampas.*

praecedens Mayer-Eymar 1898

— Egypte (W d'Esneh) : Yprésien (?).
— Mayer-Eymar 1898.
— Très mal connu.

praedensa Gauthier 1902 *in* de Morgan

— Perse (Soh au N d'Ispahan) : Lutétien ; (?) Egypte (désert libyque) : Eocène supérieur ; Anatolie (Yozgat) (forme affine).
— Gauthier 1902 *in* de Morgan.
— *Macrolampas.*

prostoma Fourtau 1913

— Egypte (Djebel Katkout) : Eocène inférieur.

Source : MNHN, Paris

— Fourtau 1913.
— Très mal connu.

protaeus Fourtau 1913

— Egypte (désert libyque), Libye : Eocène supérieur.
— Fourtau 1913, Stefanini 1919.
— *Cylindrolampas* (et non *Miolampas*).

prunus Airaghi 1905

— Vénétie (Fumane) : Eocène moyen ou supérieur (?).
— Airaghi 1905.
— Voisin d'*E. galerus*.
— *Cypholampas*.

pseudoangulata Cotteau 1895

— Sardaigne (localité inconnue) : Néogène inférieur (?).
— Cotteau 1895.
— *Psammolampas*.

pyguroides Pomel 1887

— Dahra (massif de Miliana, Ouillis), Basse-Kabylie : Burdigalien ; Tunisie (Cap Bon) : Burdigalien.
— Pomel 1887.
— *Macrolampas*.

pyramidalis Abich 1857

— Anatolie orientale (Arménie) : Miocène inférieur ; Ukraine occidentale (Podolie) : Miocène moyen.
— Abich 1857.
— *Psammolampas*.

radakensis Duncan et Sladen 1884

— Sind occidental : Oligocène (Nari).
— Duncan et Sladen 1884.
— *Cypholampas* (?).

rangi Desmoulins 1870

— Côte occidentale d'Afrique (région du Cap Vert, Bissagos ; Libéria : Cap Palmas ; Cameroun) : depuis l'eau très peu profonde (10 à 30 m) jusqu'à 1 570-1 670 m exceptionnellement.
— Montensen 1948b.
— Syn. : *E. hellei* Valenciennes *in* Perrier 1869 (nominal) ; *E. blanchardi* Cotteau 1889a.
— *Macrolampas*.

Source : MNHN, Paris

raulini Cotteau 1863

— Landes (Hastingues) : Lutétien.
— Cotteau 1889-1894 (comme *Craterolampas*) ; Kier 1962.

richardi Desmarest *in* Brongniart 1829 (*Clypeaster*)

— Bordelais (notamment Léognan) : Burdigalien inférieur ; (?) bassin de Vienne (bassin extra-alpin) : Burdigalien ; (?) Hongrie (Montagne Mecsek) : Tortonien ; (?) Yougoslavie : Tortonien; (?) Anatolie orientale (région de Palu) : Burdigalien ; (?) Cyrénaïque : Burdigalien ; Syrie (Djebel Tyas près de Palmyre) (forme affine) : Burdigalien.
— Desmoulins 1870.
— Syn. : *E. laurillardi* Agassiz *in* Agassiz et Desor 1847 ; (?) *E. angustistellata* Laube 1871; *E. laurillardi* var. *acuminata* Schaffer 1912.
— *Echinolampas.*

rogeri Tessier 1952

— Sénégal ouest : Lutétien.
— Tessier 1952.
— *Isolampas.*

rollandi Lambert 1931b

— Atlas tunisien oriental (Takrouna) : Oligocène inférieur.
— Lambert 1931b.
— *Macrolampas.*

rombellipsoidalis Tomor-Thirring 1934

— Hongrie (Mont Sürü dans le Bakony oriental) : Lutétien.
— Tomor-Thirring 1934.
— *Cylindrolampas.*

rostrata Cotteau 1889-1894

— Oise (Liancourt Saint-Pierre) : Lutétien inférieur.
— Cotteau 1889-1894.
— *E. rostrata* Mazzetti 1885 (*non* Cotteau) = *E. angulata.*
— *Miolampas.*

rotunda Duncan et Sladen 1884

— Sind occidental : Lutétien inférieur (Laki).
— Duncan et Sladen 1884.
— *Miolampas.*

sanchezi Lambert *in* Sanchez Roig 1949 (*Progonolampas*)

— Cuba (province La Havane) : Oligocène supérieur.
— Lambert *in* Sanchez Roig 1949.
— Mal connu.

Source : MNHN, Paris

sandiegensis Sanchez Roig 1953

— Cuba (province Pinar del Rio) : Eocène *m*oyen ; Jamaïque.
— Sanchez Roig 1953.
— Syn. : *E. clevei* Arnold et Clark 1927 (*pars*).
— *Cylindrolampas.*

sanmicheli Lovisato *in* Cotteau 1895

— Sardaigne S (zone de Cagliari) : Helvétien ; (?) environs de Belgrade : Vindobonien.
— Lovisato *in* Cotteau 1895.
— *Miolampas.*

santaclarae Sanchez Roig 1951

— Cuba (province Ca*m*agüey) : Oligocène.
— Sanchez Roig 1951.
— *Echinolampas.*

sardiniensis Cotteau 1895

— Sardaigne S (zone de Cagliari) : Helvétien ; Sardaigne SW : Helvétien.
— Comaschi Caria 1963.
— *Miolampas.*

savini Lambert 1906a

— Alpes-Marit*im*es (Molasse de Vence) : Burdigalien.
— Lambert 1906a.
— *Miolampas.*

scurellensis Oppenheim 1902

— Trentin : Chattien.
— Oppenheim 1902.
— *Isolampas* : non !

scutiformis Desmoulins 1837

— Bassin du Rhône, Vence, Corse : Burdigalien ; Jura suisse : Burdigalien ; Espagne (province d'Alicante) : Helvétien ; Baléares (Minorque) ; (?) Algérie : N de Tiaret : Helvétien ; Dahra oriental : Helvétien (?).
— De Loriol 1875, Lambert 1913.
— Syn. : *E. drunensis* Lambert 1913, (?) *E. raymondi* Pomel 1887.
— *Psammolampas.*

semiorbis Guppy 1866

— Cuba (provinces Matanzas, Habana, Pinar del Rio, Ca*m*agüey, Oriente) : Oligocène supérieur (ou Miocène inférieur) ; Anguilla : Mio-

Source : MNHN, Paris

cène inférieur ; Panama (zone du Canal) : Oligocène ; Trinité : Oligocène supérieur ; Porto-Rico : Oligocène supérieur.
— Jackson 1922.
— *Macrolampas.*

silensis Desor *in* de Loriol 1875

— Alpes suisses (Schwyz notamment) et bavaroises : Lutétien supérieur ; province d'Alicante : Lutétien ; (?) Transylvanie ; Anatolie NW (Bolu).
— De Loriol 1875.
— *Miolampas* (?).

sindensis d'Archiac 1850

— Sind occidental : Lutétien supérieur (Kirthar) ; île Bahrein : probablement Lutétien.
— Duncan et Sladen 1884.
— Syn. : var. *hemisphaerica* Duncan et Sladen 1884.
— *Macrolampas.*

sladeni Lambert 1921 *in* Lambert et Thiéry 1909-1925

— Sind occidental (environs de Laki) : Oligocène (Nari).
— Duncan et Sladen 1884 (sous le nom d'*E. archiaci non* Cotteau).
— *Miolampas.*

soumatensis Pomel 1887

— Algérie (est de Bou-Medfa ; près de Tiaret) : Helvétien.
— Pomel 1887.
— Espèce nominale.
— *Psammolampas.*

soyei Seunes 1896

— Bretagne, Anjou (« Faluns ») : Helvétien.
— Seunes 1896.
— Syn. : *E. lecointreae* Lambert 1915.
— *Macrolampas.*

sphaeroidalis d'Archiac 1850

— Sind occidental, Kutch, Zanzibar (Pemba) : Miocène inférieur ; (?) Zululand : Burdigalien.
— D'Archiac et Haime 1853, Duncan et Sladen 1885.
— *Echinolampas.*

stellifera Lamarck 1816 (*Clypeaster*)

— Gironde (Blaye, Plassac) : Lutétien supérieur.
— Cotteau 1889-1894.

Source : MNHN, Paris

— Syn. : *Clypeaster fornicatus* Goldfuss 1826.
— *Cypholampas.*

sternopetala A. Agassiz et Clark 1907

— Mers du Japon (mer de Sagami et golfe de Kagoshima) : 150-500 m.
— Mortensen 1948b.
— Espèce type de *Planilampas.*
— *Planilampas* selon Montensen.

strongyla H. L. Clark *in* Arnold et Clark 1927

— Jamaïque : niveau non indiqué.
— H. L. Clark *in* Arnold et Clark 1927.
— *Echinolampas.*

studeri Agassiz 1839

— Suisse (Schwyz) : Lutétien ; Carinthie : Lutétien ; Hongrie (Halimba) : Lutétien ; (?) Transylvanie ; Bulgarie : Lutétien.
— De Loriol 1875.
— *Palaeolampas* : non !

subaffinis Oppenheim 1900-1901

— Vénétie moyenne (province de Trévise) : Priabonien ; Vénétie occidentale : Colli Berici : Priabonien ; Laverda : Lattorfien ; (?) Bulgarie du S : Priabonien.
— Fabiani 1908.
— *Echinolampas* à l'E.N.R. : plutôt *Miolampas.*

subangulata Herklots 1854

— Java : Néogène.
— Herklots 1854.
— Espèce douteuse.

subconica Duncan et Sladen 1884

— Sind occidental : Lutétien inférieur (Laki).
— Duncan et Sladen 1884.
— *Miolampas.*

subconoidea Vadasz 1915

— Hongrie (comité Also-Feher) : Vindobonien.
— Vadasz 1915.
— Mal connu.

subcylindrica Desor 1853

— Suisse (Schwyz), Vicentin, Véronais, Istrie, Bavière (Kressenberg),

Source : MNHN, Paris

province d'Alicante, Crimée, Anatolie (Bolu), Egypte (désert libyque) : surtout Eocène moyen, parfois Eocène supérieur.
— De Loriol 1875.
— Syn. : *E. elongata* Laube 1868, *E. stoppaniana* Taramelli 1874, var. *rojanensis* Fourtau 1908.
— *Cylindrolampas.*

subelliptica Pavay 1874

— Hongrie (environs de Budapest : Ofner Mergel) : Priabonien (?) et Lattorfien.
— Pavay 1874.
— Très mal connu.

subnucleus Venzo 1934

— Ile de Rhodes : Lutétien.
— Venzo 1934.
— *Cypholampas.*

subquadrata Dames 1877

— Vénétie (région de Bassano) : Aquitanien.
— Dames 1877.
— *Cypholampas* (?).

subrostrata Gray 1825

— Angleterre (Suffolk) : Pliocène (Coralline Crag).
— Gregory 1891-1892.
— *Cypholampas.*

subsimilis d'Archiac 1846

— Gironde : Sannoisien (Le Meynieu) et Stampien ; Biarritz : Sannoisien (La Roche Percée) et Stampien ; Landes : Stampien ; (?) Haute-Savoie (au-dessus de Veyrier) : Oligocène ; (?) Vicentin : Priabonien ; Macédoine yougoslave : (?) Oligocène ; Bulgarie : Oligocène.
— Cotteau 1889-1894.
— Syn. : *E. daguini* Castex 1930.
— Sous-espèces : *E. blainvillei* Agassiz *in* Agassiz et Desor 1847, (?) *E. lucifer* Lambert *in* Castex et Lambert 1920, *E. louzini* Cotteau 1889-1894, *E. delbosi* Cotteau 1863, *E. labriei* Lambert 1915.
— *E. subsimilis* Noetling 1885, de l'Eocène supérieur du Samland (Prusse orientale), n'appartient pas à l'espèce.
— *Echinolampas.*
— Pl. 1, fig. 4.

suessi Laube 1868

— Vicentin, Istrie, (?) Trentin, Frioul, Dalmatie, Hongrie (Bakony), Carinthie, Province d'Alicante : partout Lutétien.

Source : MNHN, Paris

— Laube 1868.
— *Macrolampas.*

sulcata Pomel 1885

— Oranie (environs de Sidi bel Abbès, Kef Irhoud, Djebel Menaouer, Ouarsenis) : Oligocène ; (?) Syrte : Eocène supérieur.
— Cotteau 1889-1894.
— Sous-espèce : *E. nicaisei* Peron et Gauthier *in* Cotteau, Peron et Gauthier 1885.
— *Miolampas.*
— Pl. V1, fig. 2 et 6.

sumatrana Döderlein 1905 (*Palaeolampas*)

— Détroit de Siberut (Sumatra S) : 371 m.
— Döderlein 1906.
— *Palaeolampas.*

tagliaferroi Cottreau 1913

— Malte : Burdigalien ; Turquie du Sud (Mersin) (forme affine).
— Cottreau 1913.
— *Echinolampas.*

tatei Lambert 1898

— Tasmanie (Table Cap) : Miocène moyen (?).
— Tate 1893 (comme *Conoclypeus rostratus*).
— *Progonolampas.*

tenuipetala Sanchez Roig 1952

— Cuba (Tamarindo, Moron) : Oligocène supérieur.
— Sanchez Roig 1952.
— *Progonolampas.*

thomasi Peron et Gauthier 1891 *in* Cotteau, Peron et Gauthier

— Monts du Hodna (environs de Boghar) : Burdigalien.
— Peron et Gauthier 1891.
— *Psammolampas.*

torrensi Sanchez Roig 1953

— Cuba (province La Havane) : Oligocène supérieur.
— Sanchez Roig 1953.
— *Progonolampas.*

transsylvanica Vadasz 1915

— Yougoslavie NE (Torda) : Vindobonien.
— Vadasz 1915.

Source : MNHN, Paris

tumida Duncan et Sladen 1884

— Sind occidental : Oligocène.
— Duncan et Sladen 1884.
— *Macrolampas.*

tumidopetala Gregory 1898

— Egypte : Eocène moyen.
— Gregory 1898.
— *Cypholampas.*

umbella Palmer *in* Sanchez Roig 1949

— Cuba (2 km au SW de Cojimar : province Habana) : Oligocène supérieur.
— Sanchez Roig 1949.
— non figuré.
— *Macrolampas.*

valettei Lambert 1933

— Madagascar (baie de Majunga, province de Tuléar) : Yprésien.
— Lambert 1933.
— *Cylindrolampas.*
— Pl. 11I, fig. 1-3.

ventiensis Lambert 1918b

— Alpes-Maritimes : Auversien-Lédien ; Anatolie (Yozgat) (forme affine).
— Lambert 1918b.
— Syn. : *E. sarasini* Lambert 1918b.
— *Cylindrolampas.*

venzoi Roman (*nov. nom.*) (1)

— Ile de Rhodes : Lutétien.
— Venzo 1934 (sous le nom d'*E. rhodiensis*, non *E. rhodensis* Laube).
— *Cylindrolampas.*

veronensis Bittner 1882

— Véronais (San Giovanni près de Fosse) : Lutétien.
— Bittner 1882.
— *Cylindrolampas.*

vicaryi d'Archiac 1850

— Sind occidental (chaîne d'Hala) ; Kutch : (?) Lutétien supérieur (Kirthar).

(1) *Derivatio nominis* : espèce dédiée à M. le Professeur S. Venzo, qui en est le véritable auteur.

Source : MNHN, Paris

— D'Archiac et Haime 1853, Duncan et Sladen 1883.
— Mal connu.
— *Isolampas* (?).

vidali Cotteau 1890-1891

— Province d'Alicante : Lutétien ou Aquitanien (?).
— Cotteau 1890-1891.
— *Palaeolampas.*

vilanovai Cotteau 1890-1891

— Province d'Alicante : Aquitanien.
— Cotteau 1890-1891.
— *Cypholampas.*

visedoi Lambert 1935b

— Province d'Alicante (Sella) : Aquitanien.
— Lambert 1935b.

westraliensis Crespin 1941-1942 (*Conoclypus*)

— Extrême NW de l'Australie : Burdigalien.
— Crespin 1941-1942.

woodae Currie 1930

— Kenya (île Mombasa) : Pliocène.
— Currie 1930.

woodringi Durham 1961

— Costa-Rica : Miocène indéterminé.
— Durham 1961.
— *Miolampas* (?).

wrighti Gregory 1891

— Malte, (?) Corse : Helvétien ; (?) Trentin : Aquitanien ; Italie SE (province de Lecce) : Burdigalien ou Helvétien.
— Wright 1855 (sous le nom d'*E. deshayesii*), Stefanini 1908a.
— Syn. : *E. stefaninii* Lambert 1913 (*non* Nelli), *E. conoidea* Lambert 1921 *in* Lambert et Thiéry 1909-1925 (*non* Pavay).
— *Echinolampas, Macrolampas* ou *Psammolampas* (?).

wynnei Duncan et Sladen 1883

— Kutch : Miocène inférieur.
— Duncan et Sladen 1883.
— *Echinolampas.*

Source : MNHN, Paris

yoshiwarai de Loriol 1902

— Japon NE (Hondo, Hokkaido) : Miocène moyen et (?) Pliocène.
— De Loriol 1902, Nisiyama 1935.
— *Miolampas.*

zanoni Checchia-Rispoli 1926

— Cyrénaïque (environs de Derna) : Aquitanien.
— Checchia-Rispoli 1926.

zeitensis Fourtau 1920

— Égypte (Gebel Zeit) : limite Burdigalien-Vidobonien.
— Fourtau 1920.
— *Psammolampas.*

zignoi Oppenheim 1900-1901

— Vicentin (Lonigo) : Priabonien.
— Oppenheim 1900-1901.
— *Echinolampas.*

zlatarskii Bontscheff 1896

— Bulgarie du S (Haskovo, Kardjali) : Eocène supérieur ou plutôt Oligocène.
— Bontscheff 1896, Sapoundjieva 1964.
— *Miolampas.*

zovizzana Oppenheim 1902

— Vénétie : Oligocène moyen (Rupélien).
— Quenstedt 1875 (sous le nom de *Clypeaster cf. affinis* (*non* Goldfuss).
— *Miolampas* (?).

II. — SOUS-GENRE **HYPSOCLYPUS**

checchiai Roman (*nov. nom.*) (1)

— Sicile (environs de Pachino : province de Syracuse) : Miocène moyen ; (?) environs de Belgrade : Miocène moyen ; Ukraine occidentale (Podjarkow) : Miocène moyen.
— Checchia-Rispoli 1917 (sous le nom d'*Hypsoclypus lamberti, non E. lamberti* Cotteau 1894).
— *Hypsoclypus.*

(1) *Derivatio nominis* : espèce dédiée à Checchia-Rispoli. On doit noter que l'espèce de cet auteur, parfaitement valide, change de nom seulement parce qu'*Hypsoclypus* est considéré comme un sous-genre d'*Echinolampas.*

Source : MNHN, Paris

deserticus Desio 1929 (*Echinolampas* (*Hypsoclypus*))

— Cyrénaïque : Giarabub, Umm er Rzem : Burdigalien ; près d'Aïn Gazala : Miocène moyen.
— Desio 1929.
— Attribution subgénérique douteuse.

doma Pomel 1887 (*Hypsoclypus*)

— Algérie (Dahra, Kabylie, Atlas tellien occidental, Ouarsenis oranais, etc.) : Burdigalien ; Maroc occidental (Gharb : Bab Tisra) : Burdigalien ; Malte : Burdigalien ; Sicile SE (Sortino) : Miocène moyen ; Turquie : vilayet de Sivas : Burdigalien, région d'Antioche : Vindobonien, Mersin.
— Pomel 1887.
— *Hypsoclypus*.

egregyensis Szörényi 1950 (*Hypsoclypus*)

— Hongrie (Montagne Mecsek) : Tortonien.
— Szörényi 1950.
— *Hypsoclypus*.

elegans Airaghi 1901 (*Heteroclypus*)

— Sardaigne NW (Porto Torres) : Miocène moyen ; (?) Hongrie (comité Nograd) : Vindobonien.
— Airaghi 1901.
— *Hypsoclypus*.

fuentesi Sanchez Roig 1953 *(Hypsoclypus)*

— Cuba (Holguin : province Oriente) : Miocène moyen.
— Sanchez Roig 1953.
— Attribution subgénérique incertaine.

hemisphaericus Gregory 1891 (*Heteroclypeus*) (1)

— Malte : Vindobonien.
— Gregory 1891.
— *Hypsoclypus*.

holguinensis Sanchez Roig 1953 (*Hypsoclypus*)

— Cuba (Holguin : province Oriente) : Miocène moyen.
— Sanchez Roig 1953.
— Attribution subgénérique douteuse.

---

(1) D'après les règles de nomenclature, cette espèce devrait changer de nom, puisqu'il existe déjà un *Echinolampas* (*Echinolampas*) *hemisphaerica*. Cependant elle a été assimilée parfois à *H. pignatarii*, qui est assez controversé. Une étude approfondie des deux espèces s'impose donc, pour décider s'il y a lieu de créer un nom nouveau pour *H. hemisphaericus* ou de le réunir à *H. pignatarii*.

Source : MNHN, Paris

latus Pomel 1887 (*Hypsoclypus*)

— Algérie (environs d'Oran) : Miocène terminal.
— Pomel 1887.
— *Hypsoclypus.*

liae Tavani 1939 (*Hypsoclypus*)

— Cyrénaïque (Umm er Rzem) : Langhien.
— Tavani 1939.
— *Hypsoclypus.*

lucae Desor *in* Agassiz et Desor 1847 (*Conoclypus*)

— Bouches-du-Rhône (Cap Couronne) : Burdigalien ; (?) Alicante : Miocène.
— Lambert 1913 (comme *Heteroclypeus*).
— *Hypsoclypus.*

melitensis Lambert et Thiéry 1909-1925 (1921)

— Malte (Gozo) : Vindobonien.
— Stefanini 1907 (sous le nom d'*E. pignatarii non* Airaghi).
— *Hypsoclypus.*

montesiensis Mazzetti 1881 (*Conoclypeus*)

— Emilie, Sardaigne centrale (province de Nuoro), Ukraine occidentale : Miocène moyen ; (?) Anatolie E (Tercan) : Burdigalien ; Liban (région de Tripoli) : Helvétien ; Egypte (massif du Geneffé) : Vindobonien ; Cyrénaïque : Langhien.
— Stefanini 1907 (comme *Echinolampas*).
— *Hypsoclypus.*

nevianii Airaghi 1900 (*Heteroclypus*)

— Calabre : Miocène moyen ; Hongrie (comité Also-Feher) : Vindobonien.
— Airaghi 1900.
— *Hypsoclypus.*

pignatarii Airaghi 1900 (*Conoclypus*)

— Calabre (Vena près Molteleone) : Miocène moyen ; (?) Egypte (Gebel Geneffé ; près Marsa Matrouh) : Vindobonien.
— Airaghi 1900.
— *Hypsoclypus.*

plagiosomus Agassiz 1840 (*Conoclypus*)

— Bassin du Rhône (Drôme, Vaucluse, Bouches-du-Rhône) : Burdigalien ; Vence (molasse de Courmes) : Helvétien ; Corse SE (Santa

Source : MNHN, Paris

Manza) et NW (Saint Florent) : Burdigalien et Vindobonien ; Sardaigne centrale (Sarcidano) : Miocène moyen ; Cyrénaïque (Umm er Rzem) : Miocène inférieur ; Egypte (près Marsa Matrouh) : Vindobonien ; Croatie-Slavonie : Tortonien ; montagne de Zagreb ; Ukraine occidentale : Miocène moyen.

— Stefanini 1907.

— Syn. : *Heteroclypeus colteaui* Lambert 1907, *Hypsoheteroclypus plagiosomus corsicanus* Szörényi 1953.

— *Hypsoclypus.*

— Considéré à tort comme étant l'espèce type d'*Hypsoclypus.*

pouyannei Delage *in* Pomel 1887 (*Hypsoclypus*)

— Algérie (environs d'Alger : Sidi bou Nega, Mustapha Supérieur, Chéraga) : Pliocène ; (?) Monts de la Mina : Vindobonien.

— Pomel 1887.

— Nominal.

— *Hypsoclypus.*

semiglobus Lamarck 1816 (*Galerites*)

— Landes, Bordelais : Helvétien ; Sardaigne : environs de Sassari : Helvétien, Cagliari : Helvétien (?) ; Baléares (Minorque) ; Portugal : Tortonien ; (?) Hongrie : Vindobonien.

— Grateloup 1836, Airaghi 1906.

— *Hypsoclypus*, dont il est l'espèce type.

stefaninii Nelli 1907 (*Echinolampas*)

— Saint-Marin (Monte Titano) : Helvétien.

— Nelli 1907.

— Syn. : var. *oblonga* Nelli 1907.

— *Hypsoclypus.*

subpentagonalis Gregory 1891 (*Heteroclypeus*)

— Autriche (Styrie) ; Hongrie (comités Sopron, Also-Feher, Pest, etc.) : Tortonien (Leithakalk) ; Ukraine occidentale : Miocène moyen ; Malte : Vindobonien ; (?) Yougoslavie (environs de Belgrade) : Vindobonien.

— Laube 1871 (sous le nom de *Conoclypus plagiosomus*).

— *Hypsoclypus.*

ugolinii Stefanini 1907 (*Echinolampas*)

— Ombrie (Monte Cedrone) : Vindobonien (Schlier).

— Stefanini 1907.

— *Hypsoclypus.*

Source : MNHN, Paris

vadaszi Roman (*nov. nom.*) (1)

— Hongrie (comité Nograd) : Vindobonien ; Podolie : Miocène moyen ; Slovaquie : Tortonien.
— Vadasz 1915 (sous le nom d'*Echinolampas* (*Heteroclypeus*) *hungaricus, non E. hungarica* (Dornyai 1913)).
— *Hypsoclypus.*

vicinoconoideus Szörényi 1953 (*Hypsoheteroclypus*)

— Ukraine occidentale (Podjarkow) : Miocène moyen.
— Szörényi 1953.
— *Hypsoclypus.*

wiedenmayeri Jeannet 1928 (*Heteroclypeus*)

— Venezuela NW (état de Falcon : Calcaire de Capadare) : Miocène moyen.
— Jeannet 1928.
— Attribution subgénérique incertaine.

III. — SOUS-GENRE **CONOLAMPAS**

diomedae Mortensen 1948a (*Conolampas*)

— Philippines (SE de Mindoro) ; 265 m.
— Mortensen 1948b.
— *Conolampas.*

malayana Mortensen 1948b (*Conolampas*)

— Iles Kei dans la Mer d'Arafura : 245-385 m ; E de Zamboanga (Mindanao, Philippines) : 400 m.
— Mortensen 1948b.

murrayana Mortensen 1948d (*Conolampas*)

— Maldives (Océan Indien) : 229 m.
— Mortensen 1948b.

oranensis Pomel 1887 (*Hypsoclypus*)

— Algérie (environs d'Oran) : Tortonien (Sahélien) ; Maroc du nord.
— Pomel 1887.
— *Conolampas.*
— Pl. XI, fig. 1-3.

(1) *Derivatio nominis* : espèce dédiée à E. Vadasz (voir la remarque faite à propos d'*E. (H.) checchiai*).

Source : MNHN, Paris

sigsbei A. Agassiz 1878 (*Conoclypus*)

— Antilles (notamment Cuba) : 140-800 m.
— Mortensen 1948b.
— Syn. : *Pygastrides relictus* Lovén 1888.
— Espèce type de *Conolampas*.
— *Conolampas*.

Source : MNHN, Paris

OUVRAGES CITÉS

On se borne à donner ici la liste des ouvrages cités au cours du texte, sans prétendre être exhaustif. Beaucoup de publications concernant la répartition géographique et stratigraphique, notamment, sont omises par suite du manque de place.

Abich (H.), 1857. — Ueber das Steinsalz und seine geologische Stellung im Russischen Armenien. Palaeontologischer Theil. *Mém. Acad. Imp. Sc. St Pétersbourg*, (6), *Sc. math. phys.*, *7*, 61-150, 10 pl.

— 1882. — Geologische Forschungen in den kaukasischen Ländern. 2. Th. Geologie des armenischen Hochlandes. I. Westhälfte. Wien, A. Hölder. 178 p., 49 fig., 11 pl.

Abrard (R.), 1925. — Le Lutétien du Bassin de Paris. Essai de monographie stratigraphique. Angers, Société française d'imprimerie d'Angers. 388 p., 32 fig., 4 pl., 4 cartes h.t.

— 1927. — Faciès et associations paléontologiques. *Archiv. Mus. nat. Hist. nat.*, (6), *2*, 81-109.

— (1931). — Étude stratigraphique et paléontologique des calcaires de Saint-Palais et de Blaye. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (5), *1*, 3-20.

Agassiz (A.), 1869. — Preliminary report on the Echini and Star-fishes dredged in deep water between Cuba and the Florida Reef. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, *1*, n° 9, 253-308.

— 1872-1874. — Revision of the Echini. *Mem. Mus. Comp. Zool.*, *3*, 764 p., 94 pl.

— 1878. — Reports on the results of dredging in the gulf of Mexico by the U. S. Coast Survey Steamer « Blake ». Report on the Echini. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, *5*, n° 9, 185-196, 5 pl.

— 1881. — Report on the Echinoidea dredged by H. M. S. « Challenger » during the years 1873-1876. *Rep. Challenger Exped. Zool.*, *3*, pt 9, 321 p., 45 pl.

— 1883. — Reports on the results of dredging by the U. S. Coast Survey Steamer « Blake ». XXIV. Pt 1. Report on the Echini. *Mem. Mus. Comp. Zool.*, *10*, n° 1, 126 p., 32 pl.

— 1904. — The panamic deep sea Echini. *Ibid.*, *31*, 243 p., 319 fig., 112 pl.

Agassiz (A.), et Clark (H. L.), 1907. — Preliminary report on the Echini collected in 1906... by the U. S. Fish Commission Steamer « Albatross ». *Bull. Mus. Comp. Zool.*, *51*, n° 5, 107-139.

Agassiz (L.), 1839. — Description des Échinodermes fossiles de la Suisse. 1re part. Spatangoïdes et Clypéastroïdes. *Mém. Soc. helv. Sc. nat.*, *3*, 101 p., 14 pl.

— 1840. — Catalogus systematicus ectyporum echinodermatum fossillium Musei neocomiensis. Neuchâtel, O. Petitpierre, 20 p.

Agassiz (L.) et Desor (E.), 1847. — Catalogue raisonné des Échinides. *Ann. Sc. nat., Zool.*, (3), *7*, 129-168.

Airaghi (C.), 1899. — Echinidi del bacino della Bormida. *Boll. Soc. geol. ital.*, *18*, n° 2, 140-179, 2 pl.

— 1900. — Di alcuni Conoclipeidi. *Ibid.*, *19*, 173-178, 1 pl.

— 1901. — Echinidi terziari del Piemonte e della Liguria. *Palaeont. ital.*, *7*, 149-218, 9 pl.

— 1903. — Alcuni Echinidi del Terziario veneto. *Atti Soc. ital. Sc. nat. Mus. civ. Stor. nat. Milano*, *41*, 415-425, 1 pl.

— 1905. — Appunti d'Echinologia fossile. *Ibid.*, *44*, 1-10, 1 pl.

— 1906. — Echinidi miocenici della Sardegna raccolti dal Dott. Capeder. *Ibid.*, *44*, 209-217, 2 fig.

Source : MNHN, Paris

— 1939. — Echinidi cretacei e terziari della regione di Orfella e della Sirtica. *Ann. Mus. libico Stor. nat.*, *1*, 253-286, 3 pl.

Alcock (A.), 1893. — An account of the deep-sea collection made during the season of 1892-1893. *Jour. Asiatic Soc. Bengal*, *62*, pt 2, n° 4, 169-184, 2 pl.

Allègre (Cl.), Boulanger (D.) et Javoy (M.), 1963. — Étude à l'aide des isotopes de l'oxygène de la paléothermométrie du Nummulitique basque. *C. R. Som. Soc. géol. Fr.*, n° 8, 256-258.

Angelis d'Ossat (G.), 1897. — Contribuzione allo studio paleontologico dell'alta Valle dell'Aniene. *Boll. Soc. geol. ital.*, *16*, 280-318, 1 fig.

Archiac (A. d'), 1846. — Description des fossiles recueillis par M. Thorent dans les couches à Nummulines des environs de Bayonne. *Mém. Soc. géol. Fr.*, (2), *2*, n° 4, 189-217, 5 pl.

— 1850. — Description des fossiles du groupe nummulitique recueillis par M. S.-P. Pratt et M. J. Delbos aux environs de Bayonne et de Dax. *Ibid.*, (2), *3*, n° 6, 397-456, 6 pl.

Archiac (A. d') et Haime (J.), 1853. — Description des animaux fossiles du groupe nummulitique de l'Inde. Paris, Gide et Baudry. 373 p., 36 pl.

Arnold (B. W.) et Clark (H. L.), 1927. — Jamaican fossil Echini. *Mem. Mus. Comp. Zool.*, *50*, n° 1, 84 p., 1 fig., 22 pl.

Bell (F. J.), 1880. — On *Palaeolampas*, a new genus of the Echinoidea. *Proc. Zool. Soc. London*, *18*, 43-49, 4 fig., 1 pl.

Bernard (F.), 1895. — Éléments de paléontologie. Paris, J. B. Baillière et fils. viii + 1168 p., 606 fig. (Échinides : 256-312, fig. 107-147).

Bittner (A.) 1882. — Beiträge zur Kenntniss alttertiärer Echinidenfaunen der Südalpen. *Beitr. Pal. Oester.-Ung. Orients*, *1*, n° 1 (1880) et 2 (1881), 43-110, 8 pl.

— 1892. — Ueber Echiniden des Tertiärs von Australien. *Sitzungsb. kais. Akad. Wissen., Math.-Natur. Kl.*, *101*, n° 3, 331-371, 4 pl.

Blanckenhorn (M.), 1890. — Das Eozän in Syrien, mit besonderer Berücksichtigung Nord-Syriens. *Zeitschr. deutsch. geol. Ges.*, *42*, 318-359, 3 pl.

Blondeau (A.) et Cavelier (C.), 1962. — Étude du Lutétien de Saint-Leu d'Esserent (Oise). *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), *4*, 55-63, 2 fig.

Boehm (A.), 1882. — Ueber einige tertiäre Fossilien von der Insel Madura, nördlich von Java. *Denk. kais. Akad. Wissen.*, *45*, 2. Abt., 359-372, 2 fig., 4 pl.

Bonnet (A.), 1926. — La constitution des plaques, la disposition des pores et l'obliquité des canaux ambulacraires chez les Échinides Réguliers. *Ann. Inst. Océanog., N. S.*, *3*, 245-279, 55 fig.

Bontscheff (St.), 1896. — Das Tertiärbecken von Haskovo (Bulgarien). *Jahrb. kais-kön. geol. Reichsansl.*, *46*, n° 2, 309-384, 4 pl., 3 dpl.h.t., 1 carte.

Bory de Saint Vincent (J. B.), 1824. — *In* Lamouroux, Bory de Saint Vincent et Eud. Deslongchamps : *Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des Zoophytes ou animaux rayonnés*. T. II. Paris, Vve Agasse. 819 p., 64 pl. (Échinides : 180 p., pl. 131-159).

Bouillé (R. de), 1873. — Paléontologie de Biarritz et de quelques autres localités des Basses-Pyrénées. *C. R. Congr. scient. Fr.*, Pau. 42 p., 6 pl.

Boussac (J.), 1911. — Études stratigraphiques et paléontologiques sur le Nummulitique de Biarritz. *Ann. Hébert*, *5*, 96 p., 24 pl.

Breynius (J. P.), 1732. — De Echinis et Echinitis sive Methodica Echinorum Distributione Schediasma. Gedani, C. a Beughem. 64 p., 7 pl.

Brighton (A. G.), 1926. — Eocene Echinoids from N. W. Peru. *Geol. Mag.*, *63*, 359-371, 3 fig., 1 pl.

Source : MNHN, Paris

BRONGNIART (Al.), 1829. — Théorie de la structure de l'écorce du globe (*Min.*). ou des Terrains qui la composent. *In* Dictionnaire des Sciences Naturelles. T. 54. Strasbourg et Paris, F. G. Levrault. 256 p., 18 tabl.

CASTANY (G.), 1951. — Étude géologique de l'Atlas tunisien oriental. *Ann. Mines et Géol., Tunis*, n° 8, 632 p., 243 fig., 27 pl., 30 dpl. h.t.

CASTEX (L.), 1930. — Révision des Échinides du Nummulitique du département des Landes. *Acles Soc. linn. Bordeaux, 82*, 69 p., 4 pl.

CHECCHIA-RISPOLI (G.), 1903. — Nuova contribuzione alla echinofauna eocenica del Monte Gargano. *Boll. Soc, geol. Ital., 22*, 101-114, 1 pl.
— 1907 et 1917. — Gli Echinidi viventi e fossili della Sicilia. Part. 2. Echinidi del piano siciliano dei dintorni di Palermo. Part. 5. Echinidi miocenici. Part. 6. Echinidi eocenici. *Palaeont. Ital., 13*, 199-231, 1 fig., 4 pl. ; et *23*, 55-92, 14 fig., 8 pl.
— 1926. — Illustrazione degli Echinidi cenozoici della Cirenaica raccolti dall'Ing. Crema. II. Gen. *Hypsoclypus* e *Echinolampas*. *Boll. real. Uff. geol. Ital., 51*, n° 17, 14 p., 4 pl.
— 1938. — Appunti di Echinologia fossile siciliana. *Boll. Soc. geol. Ital., 57*, n° 2, 207-212, 1 pl.
— 1945-1946. — Su alcuni echinidi eocenici della Migiurtinia. *Bolt.Uff. geol. Ital., 70*, 1950, 21-43, 2 pl.

CHERBONNIER (G.), 1963. — Échinodermes des côtes du Cameroun récoltés par A. Crosnier en décembre 1962-janvier 1963. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (2), *35*, 179-193, 3 fig.

CHEVALIER (J.-P.), 1961. — Recherches sur les Madréporaires et les formations récifales miocènes de la Méditerranée occidentale. *Mém. Soc. géol. Fr., N.S., 40*, n° 93, 562 p., 203 fig., 26 pl.

CLARK (H. L.), 1917. — Hawaian and other pacific Echini. Spatangina. *Mem. Mus. Comp. Zool., 46*, n° 2, 81-283, 18 pl.
— 1925. — A catalogue of the recent sea-urchins (Echinoidea) in the collection of the British Museum (Natural History). London, by order of the trustees of the British Museum. 250 p., 12 pl.

CLARK (W. B.) et TWITCHELL (M.), 1915. — The mesozoic and cenozoic Echinodermata of the United States. *U. S. geol. Surv., Monog., 54*, 341 p., 108 pl.

CLEGG (E. L. G.), 1933. — Echinoidea from the Persian Gulf. *Palaeontol. Indica, N. S., 22*, n° 1, 35 p., 3 pl.

COLLIGNON (M.), 1930. — Beitrag zur Kenntniss der eozänen Echinidenfauna des Krappfeldes (Kärnten). *Jahrb. geol. Bundesanst., 80*, 541-570, 3 pl.

COLOM (G.) et MURAOUR (P.), 1956. — Les fossiles du Miocène inférieur (Burdigalien) de Basse-Kabylie (macrofaune et microfaune). *Bull. Serv. Carte géol. Algérie*, n° 8 (1955), 217-250, 8 pl.

COMASCHI CARIA (I.), 1963. — La fauna miocenica della zona di Funtanazza compresa tra le Marine di Montevecchio ed Arbus in Sardegna. *Rend. Sem. Fac. Sc. Univ. Cagliari, 33*, n° 3-4, 1-74, 11 pl.

COOKE (C. W.), 1957. — Geology of Saipan, Mariana Islands. Pt 3. Paleontology, Echinoids. *U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, 280 J*, 361-365, pl. 119.
— 1959. — Cenozoic Echinoids of Eastern United States. *Ibid., 321*, 106 p., 43 pl.

COTTEAU (G.), 1862. — Échinides nouveaux ou peu connus. *Rev. & Mag. Zool.*, 18 p., 2 pl.
— 1863. — Échinides fossiles des Pyrénées. *Congr. scient. Fr.*, Bordeaux. 165-320, 9 pl.
— 1872. — Échinides nouveaux ou peu connus. *Rev. & Mag. Zool.* 434-449, 2 pl.
— 1875. — Description des Échinides tertiaires des îles Saint-Barthélemy et Anguilla. *Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl., 13*, n° 6, 48 p., 8 pl.
— 1876. — Échinides nouveaux ou peu connus. *Rev. & Mag. Zool.*, 317-326, 2 pl.
— 1880*a*. — Description des Échinides tertiaires de la Belgique. *Mém. Acad. roy. Sc. Lett. Beaux-Arts Belgique, 43*, 91 p., 6 pl.
— 1880*b*. — Échinides nouveaux ou peu connus. *Rev. & Mag. Zool.* 1879, 300-311, 2 pl.

Source : MNHN, Paris

— 1881. — Description des Échinides fossiles de l'île de Cuba. *Ann. Soc. géol. Belg.*, *9*, 3-49, 4 pl.
— 1883. — Échinides du terrain éocène de Saint Palais. *Ann. Sc. géol.*, *16*, n° 2, 1-38, 6 pl.
— 1887*a*. — Échinides nouveaux ou peu connus. 6e article. *Bull. Soc. zool. Fr.*, *12*, 627-639, 2 pl.
— 1887*b*. — Échinides éocènes d'Aragon (Espagne). *Bull. Assoc. franç. Avanc. Sc.*, Congr. Toulouse, 518-523, 6 fig.
— 1889*a*. — Description de trois Échinides vivants recueillis par le Dr. J. Jullien sur les côtes de Guinée (Libéria). *Bull. Soc. zool. Fr.*, *14*, 340-342, 3 pl.
— 1889*b*. — Échinides recueillis dans la province d'Aragon (Espagne) par M. Maurice Gourdon. *Ann. Sc. nat., Zool.*, *8*, n° 1, 60 p., 4 pl.
— 1889-1894. — Paléontologie française. Terrain tertiaire. II. Échinides éocènes. Paris, G. Masson. 789 p., pl. 201-384.
— 1890. — Échinides nouveaux ou peu connus (9e article). *Mém. Soc. zool. Fr.*, *3*, 537-550, 2 pl.
— 1890-1891. — Échinides éocènes de la province d'Alicante. *Mém. Soc. géol. Fr.*, (3), *5*, n° 2, 107 p., 16 pl.
— 1891*a*. — Note sur le genre *Echinolampas*. *Bull. Assoc. franç. Avanc. Sc.*, Congr. Limoges, 337-341.
— 1891*b*. — Échinides nouveaux ou peu connus. 2e série. 10e article. *Mém. Soc. zool. Fr.*, *4*, 620-633, 2 pl.
— 1891*c*. — Les Échinides éocènes de la Loire-Inférieure et de la Vendée. *Bull. Soc. Sc. nat. Ouest Fr.*, 1re ann., 127-159, 4 pl.
— 1893. — Échinides nouveaux ou peu connus (12e article), *Mém. Soc. zool. Fr.*, *6*, 344-354, 2 pl.
— 1895. — Description des Échinides recueillis par M. Lovisato dans le Miocène de la Sardaigne. *Mém. Soc. géol. Fr., Paléont.*, *5*, n° 13, 56 p., 5 pl.

Cotteau (G.), Peron (A.) et Gauthier (V.), 1885 et 1891. — Échinides fossiles de l'Algérie. 9e fasc. Etage Eocène. 10e fasc. Etages Miocène et Pliocène. Paris, G. Masson. 89 p., 8 pl. ; et 275 p., 8 pl.

Cottreau (J.), 1913. — Les Échinides néogènes du bassin méditerranéen. *Ann. Inst. Océanog.*, *6*, n° 3, 193 p., 11 fig., 15 pl.

Creer (K. M.), Irving (E.), Nairn (A. E. M.) et Runcorn (S. K.), 1958. — Palaeomagnetic results from different continents and their relation to the problem of continental drift. *Ann. Géophys.*, *14*, 492-501, 7 fig.

Crespin (I.), 1941-1942. — The occurence of the genus *Conoclypus* in the north-west division western Australia. *Jour. roy. Soc. Western Austral.*, *28*, 75-76, 1 pl.

Cuénot (L.), 1948. — Anatomie, éthologie et systématique des Échinodermes. *In* Grassé P. P., Traité de Zoologie, *11*. Paris, Masson & Cie. 3-275, 312 fig.

Currie (E. D.), 1927. — Jurassic and eocene Echinoidea from Somaliland. *Trans. roy. Soc. Edinburgh*, *55*, pt 2, 411-441, 7 fig.
— 1930. — The Echinoidea in the McKinnon Wood Collection. *Monog. Geol. Hunter. Mus. Glasgow Univ.*, *4*, 169-179, 1 pl.

Cuvillier (J.), 1930. — Révision du Nummulitique égyptien. *Mém. Inst. Egypte*, *16*, 371 p., 23 fig., 25 pl., 1 carte dpl. h.t.

Dames (W.), 1878. — Die Echiniden der vicentinischen und veronesischen Tertiaerablagerungen. *Palaeontog.*, *25*, n° 1-2 (1877), 100 p., 11 pl.

Darder Pericas (B.), 1945. — Estudio geologico del sur de la provincia de Valencia y norte de la de Alicante. *Bol. Inst. geol. miner. España*, *57*, n° 2, 59-775, 11 pl.

Dartevelle (E.), 1953. — Échinides fossiles du Congo et de l'Angola. Deuxième partie : Description systématique des Échinides fossiles du Congo et de l'Angola. *Ann. Mus. roy. Congo belge, Tervuren, Sér. in 8°, Sc. géol.*, *13*, xi + 240 p., 56 fig. - texte ; atlas (19 pl.).

Source : MNHN, Paris

DAVID (L.), 1956. — Étude géologique des monts de la haute Medjerda. *Publ. Serv. Carte géol. Algérie, N. S., Bull.* n° 11, 304 p., 88 fig., 8 pl. texte, 6 pl.-h.t., 9 dpl.-h.t.

DAVIES (L. M.), 1943. — Tertiary Echinoidea of the Kohat-Potwar basin. *Quart. Jour. geol. Soc. London, 99*, 63-79, 2 pl.

DELAGE (Y.) et HÉROUARD (E.), 1903. — Traité de zoologie concrète. T. 3. Les Échinodermes. Paris, Schleicher frères et Cie. 495 p., 565 fig., 53 pl.

DEMARCQ (G.), 1962. — Étude stratigraphique du Miocène rhodanien. Thèse Sc. Paris. 2 vol. ronéot., 425 p., 53 fig., 4 tabl.

DESIO (A.), 1929. — *In* CHIARUGI A., CIPOLLA F., DESIO A., ZUFFARDI-COMERCI R. : Risultati scientifici della Missione alla Oasi di Giarabub (1926-1927). Part. III. La Paleontologia. *Publ. real. Soc. Geogr. Ital.*, 165-404, 9 pl.

DESMOULINS (Ch.), 1835-1837. — Études sur les Échinides. *Actes Soc. linn. Bordeaux, 7* et *9*, 520 p., 3 pl.

— 1870. — Spécification et noms légitimes de six Échinolampes. *Ibid., 27*, 309-322, 3 pl.

DESOR (E.), 1853. — Notice sur les Échinides du terrain nummulitique des Alpes. *Archiv. Sc. phys. nat. Bibl. univ. Genève, 24, Act. Soc. helv. Sc. nat.*, 38e sess., 10 p.

— 1858. — Synopsis des Échinides fossiles. Paris, Ch. Reinwald ; Wiesbade, Kreidel et Niedner. 490 p., 41 pl.

DEUTLER (F.), 1926. — Ueber das Wachstum des Seeigelskeletts. *Zool. Jahrb., Abt. Anat., 48*, n° 2, 119-200, 22 fig., 7 pl.

DEVRIÈS (A.), 1953. — Contribution à l'étude de la symétrie bilatérale chez les Spatangues. *Bull. Serv. Carte géol. Algérie*, (1), *Paléont.*, n° 15, 37-69, 2 fig., 10 pl.

— 1954. — A propos de la symétrie des Échinides. *Publ. Serv. Carte géol. Algérie, N.S., Bull.*, n° 1, *Trav. Collab. 1953*, n° 2, 91-128, 6 fig., 5 pl.

— 1959. — Contribution à l'étude de l'ontogénie de quelques formes d'Échinides fossiles (note préliminaire). *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), *1*, n° 7, 771-772.

— 1960 *a*. — Contribution à l'étude de quelques groupes d'Échinides fossiles d'Algérie. *Publ. Serv. Carte géol. Algérie, N.S., Paléont.*, n° 3, 279 p., 39 pl.

— 1960 *b*. — Note sur des Échinides fossiles du Sahara. *Ibid.*, n° 5, 23-47, 2 pl.

— 1960 *c*. — Contribution à l'étude de l'ontogénie de quelques formes d'Échinides fossiles. *Ibid.*, n° 5, 55-103, 1 pl.

DÖDERLEIN (L.), 1905. — Ueber Seeigel der deutschen Tiefsee-Expedition. *Zool. Anz., 28*, 621-624.

— 1906. — Die Echinoiden der deutschen Tiefsee Expedition. *Wissenschaftl. Ergebn. Deutsch. Tiefsee Exp. auf dem Dampfer « Valdivia » 1898-1899, 5*, pt 2, 61-290, 46 fig., 42 pl.

DORNYAY (B.), 1913. — Rozsahegy környekenek Földtani viszonyai rol. Budapest, Fritz Armin Könyvnyomdaja. 51 p., 4 pl.

— 1918. — Geologische Beobachtungen zur Umgebung von Rozsahegy. *Jahresb. kön. ung. geol. Reichsanst.*, 1916, 237-255, 4 fig.

DUNCAN (P. M.), 1889. — A revision of the genera and great groups of the Echinoidea. *Jour. linn. Soc. London, Zool., 23*, 1-311.

DUNCAN (P. M.) et SLADEN (W.P.), 1882-1886. — Monographs of the fossil Echinoidea of Western Sind. *Palaeontol. Indica*, (14), *1*, pt 3, n° 1-6, 382 p., 58 pl. The fossil Echinoidea from the strata beneath the Trap (n° 1, 1882), the Ranikot series (n° 2, 1882), the Khirthar series (n° 3, 1884), the Nari series (n° 4, 1884), the Gaj series (n° 5, 1885), the Makran series (Pliocene) (n° 6, 1886).

— 1883. — The fossil Echinoidea of Kachh and Kattywar. *Ibid.*, (14), *1*, pt 4, 91 p., 5 fig., 13 pl.

Source : MNHN, Paris

DURHAM (J. W.), 1950. — 1940 E. W. Scripps cruise to the Gulf of California. Pt 2. Megascopic Paleontology and marine Stratigraphy. *Geol. Soc. Amer., Mem., 43*, pt 2, 216 p., 48 pl.
— 1951. — Mode of growth in some Echinoids. *Bull. Geol. Soc. Amer., 62*, n° 12, pt 2, p. 1434 (abstract).
— 1952. — Early tertiary marine faunas and continental drift. *Amer. Jour. Sc., 250*, 321-343, 1 fig.
— 1955. — Classification of Clypeasteroid Echinoids. *Univ. California, Publ. geol. Sc., 31*, n° 4, 73-198, 38 fig., 2 pl.
— 1961. — Miocene Echinoids from the Valle Central, Costa Rica. *Jour. Pal., 35*, n° 3, 480-488, 2 pl.- texte, 2 pl.h.t.

DURHAM (J. W.) et MELVILLE (R. V.), 1957. — A classification of Echinoids. *Ibid., 31*, n° 1, 242-272, 9 fig.

EASTON (W. H.), 1960. — Invertebrate Paleontology. New York, Harper & brothers. 701 p., 297 fig.

EBERT (Th.), 1889. — Die Echiniden des Nord- und Mitteldeutschen Oligocäns. *Abhandl. geol. Specialk. Preussen, 9*, n° 1, 111 p., 1 pl. + atlas (10 pl.).

EKMAN (S.), 1953. — Zoogeography of the sea. London, Sidgwick & Jackson lim. 417 p., 121 fig.

EMILIANI (C.), 1956. — Oligocene and Miocene temperatures of the equatorial and subtropical atlantic ocean. *Jour. Geol., 64*, 281-288, 3 fig.
— 1961. — Cenozoic climatic changes. *Ann. New-York Ac. Sc., 95*, art. 1, 521-536, 10 fig.

EMMONS (E.), 1858. — Agriculture of the eastern countries, together with descriptions of the fossils of the marl beds. *North Carolina Geol. Surv. Rep.*, XVI + 314 p., fig.

ETHERIDGE (R.), 1878. — A Catalogue of australasian fossils. Cambridge, University Press. 121-173.

FABIANI (R.), 1908. — Paleontologia dei Colli Berici. *Mem. Soc. Ital. Sc.*, (3a), *15*, 208 p., 6 pl.

FABRE (A.), 1939. — Description géologique des terrains tertiaires du Médoc. Bordeaux, E. Drouillard. 535 p., 57 fig., 12 pl., 5 dpl.h.t.

FELL (H. B.), 1953. — The origin and migrations of australasian Echinoderm faunas since the Mesozoic. *Trans. roy. Soc. New-Zealand, 81*, pt 2, 245-255.

FISCHER (A. G.), 1952. — Echinoids. *In* MOORE (R. C.), LALICKER (C. G.), FISCHER (A. G.) : Invertebrate fossils. New York, Mc Graw-Hill Book Cy. 675-714, 32 fig.

FISCHER (P. H.), 1943. — La répartition actuelle des Mollusques marins envisagée comme base d'appréciation pour les géologues. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (5), *13*, 441-458.

FORBES (E.), 1852. — Note on the Eocene Echinoderms procured by Sir Charles Lyell in Belgium. *In* LYELL (C.) : On the tertiary strata of Belgium and french Flanders. *Quart. Jour. Geol. Soc. London (Proceed.), 8*, 340-342, 1 pl.

FOURTAU (R.), 1899 *a*. — Notes pour servir à l'étude des Échinides fossiles d'Égypte. *Bull. Inst. Egypt.*, (3), *10*, n° 2, 51-58, 2 fig.
— 1899 *b*. — Révision des Échinides fossiles de l'Égypte. *Mém. Inst. Egypt., 3*, 605-740, 4 pl.
— 1900. — Notes sur les Échinides fossiles de l'Égypte. Le Caire, publié par l'auteur. 68 p., 4 pl.
— 1901. — Notes sur les Échinides fossiles d'Égypte. *Bull. Inst. Egypt.*, (4), *2*, 31-199, 6 pl.
— 1907. — Sur quelques Échinides éocènes d'Égypte nouveaux ou peu connus. *Ibid.*, (5), *1*, (1908), 205-220, 2 pl.
— 1908. — Note sur les Échinides fossiles recueillis par M. Teilhard de Chardin dans l'Éocène des environs de Minieh. *Ibid.*, (5), *2*, 122-154, 2 pl.

Source : MNHN, Paris

— 1909. — Description des Échinides fossiles recueillis par MM. W. F. Hume et John A. Bali dans le désert libyque et le nord du désert arabique. *Mém. Inst. Egypt.*, *6*, n° 2. 93-175, 4 pl.
— 1913. — Catalogue des Invertébrés fossiles de l'Égypte. Terrains tertiaires. 1re part. Échinides éocènes. *Geol. Surv. Egypt., Palaeont. Ser.*, n° 1, 93 p., 6 pl.
— 1920. — Catalogue des Invertébrés fossiles de l'Égypte. Terrains tertiaires. 2e part. Échinodermes néogènes. *Ibid.*, n° 4, 100 p., 12 pl.

Frech (F.), 1916. — Geologie Kleinasiens im Bereich der Bagdadbahn. Ergebnisse eigener Reisen und paläontologische Untersuchungen. *Zeitschr. deutsch. geol. Ges.*, *68*, 1-325, 24 pl.

Fritsch (K. von), 1875. — Die Echiniden der Nummulitenbildungen von Borneo. *Palaeontog.*, Suppl. III, 1. Abt., n° 2, (1877), 85-92, 2 pl.

Fuchs (Th.), 1883. — Beiträge zur Kenntniss der Miocaenfauna Aegyptens und der libyschen Wüste. *In* Zittel (K. A.) : Beiträge zur Geologie und Palaeontologie von Aegypten. II. Palaeontologischer Teil. Abt. 1. *Ibid*, *30*, n° 2, 18-66, 17 pl.

Furon (R.), 1959. — La paléogéographie (2e édit.). Paris, Payot. 405 p., 76 fig., 12 pl.

Gauthier (V.), 1889. — Description des Échinides fossiles recueillis en 1885 et 1886 dans la région sud des hauts plateaux de la Tunisie par M. Philippe Thomas. Exploration scientifique de la Tunisie. Paris, Imprimerie nationale. 116 p., 6 pl.
— 1891. — Rayonnés Échinodermes. *Annuaire géol. univ.*, *8*, 797-823.
— 1902. — Échinides fossiles (Supplément). *In* Morgan (J. de) : Mission scientifique en Perse. T. III. 3e part. Paris, E. Leroux. 103-190, 8 pl.

Gignoux (M.), 1950. — Géologie stratigraphique (4e édit.). Paris, Masson et Cie. 735 p., 155 fig.

Gmelin (J. F.), 1788. — Caroli Linnaei Systema Naturae per Regna tria Naturae. Editio decima tertia. T. 1. Pars VI. Vermes. Lipsiae, G. E. Beer. 3168-3201.

Goldfuss (A.), 1826-1833. — Petrefacta Germaniae. 1. Th. Düsseldorf, Arnz u. Ce, 252 p., 71 pl.

Gordon (I.), 1926 *a*. — The development of the calcareous test of *Echinus miliaris*. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, (B), *214*, 259-312, 33 fig.
— 1926 *b*. — The development of the calcareous test of *Echinocardium cordatum*. *Ibid.*, (B), *215*, 255-313, 27 fig.

Gordon (W. A.), 1963. — Middle Tertiary Echinoids of Puerto Rico. *Jour. Pal.*, *37*, n° 3, 628-642, 4 fig., 3 pl.

Grateloup, 1836. — Mémoire de géo-zoologie sur les oursins fossiles (Échinides), qui se rencontrent dans les terrains calcaires des environs de Dax (département des Landes). *Actes Soc. linn. Bordeaux*, *8*, n° 3, 89 p., 2 pl.

Gray (J. E.), 1825. — An attempt to divide the Echinida, or sea eggs, into natural families. *Ann. Philos.*, *26*, 423-431.
— 1851. — New genera and species of Scutellidae and Echinolampidae. *Proc. Zool. Soc. London*, *19*, 34-38.
— 1852. — Description of two new genera and some new species of Scutellidae and Echinolampidae in the collection of the British Museum. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (2), *10*, 444-448.
— 1855. — Catalogue of the recent Echinida, or sea eggs, in the collection of the British Museum. Pt 1. Echinida Irregularia. London, by order of the Trustees. 71 p., 6 pl.

Gregory (J. W.), 1890. — Some additions to the australian tertiary Echinoidea. *Geol. Mag., N.S.*, (3), *7*, n° 11, 481-492, 2 pl.
— 1891. — The maltese fossil Echinoidea and their evidence on the correlation of the maltese rocks. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, *36*, pt 3, n° 22, 585-639, 2 pl.
— 1891-1892. — A revision of the british fossil cainozoic Echinoidea. *Proc. Geolog. Assoc.*, *12*, 16-60, 2 pl.

Source : MNHN, Paris

— 1892. — The relations of the american and european echinoid faunas. *Bull. geol. Soc. Amer.*, *3*, 101-108.
— 1898. — A collection of egyptian fossil Echinoidea. *Geol. Mag.*, *N.S.*, (4), *5*, 149-161, 2 pl.
— 1900. — The Echinoidea. *In* LANKESTER, E.R. : A treatise on zoology. Pt 3. The Echinoderma. London, Adam & Charles Black. 282-332., 47 fig.
— 1906. — Fossil Echinoidea from Sinai and Egypt. *Geol. Mag.*, *N.S.*, (5), *3*, n° 5 et 6, 216-227 et 246-255, 2 pl.

GUPPY (R. J. L.), 1866. — On tertiary Echinoderms from the West Indies. *Quart. Jour., Geol. Soc. London*, *22*, pt. 3, n° 87, 297-301, 1 pl., 5 fig.

HAECKEL (E.), 1866. — Generelle Morphologie der Organismen. II Bd. Berlin, Georg Reimer. CLX + 462 p., 8 pl.

HAYASAKA (I.), 1948. — Notes on some fossil Echinoids of Taiwan, IV. *Acta geol. Taiwan.*, *2*, n° 2, 85-121, 5 pl.

HAYASAKA (I.) et MOMISHITA (A.), 1947. — Notes on some fossil Echinoids from Taiwan, II. *Ibid.*, *1*, n° 2, 93-110, 2 pl.

HAWKINS (H. L.), 1910. — Some ambulacral structures in the Holectypoida. *Geol. Mag.*, *N.S.*, (5), *7*, 349-353, 2 fig.
— 1911. — On the structure and evolution of the phyllodes in some fossil Echinoidea. *Ibid.*, *N.S.*, (5), *8*, 257-265, 1 pl.
— 1912. — The classification, morphology and evolution of the Echinoidea Holectypoida. *Proc. Zool. Soc. London*, 1912, 440-497, 7 fig.
— 1913. — The anterior ambulacrum of *Echinocardium cordatum* Penn. and the origin of compound plates in Echinoids. *Ibid.*, 1913, 169-181, 3 fig., 1 pl.
— 1916. — A remarkable structure in *Lovenia forbesi* from the Miocene of Australia. *Geol. Mag.*, *N.S.*, (6), *3*, 100-105, 2 fig.
— 1917 *a*. — The sunken tubercles of *Discoidea* and *Conulus*. *Ibid.*, *N.S.*, (6), *4*, 196-205, 1 pl.
— 1917 *b*. — The perignathic girdle of the Pygasteridae. *Ibid.*, *N.S.*, (6), *4*, 342-350, 5 fig.
— 1918 *a*. — The perignathic girdle of the Holectypoida and the corresponding structures of other irregular Echinoidea. *Ibid.*, *N.S.*, (6), *5*, 4-14, 1 fig., 1 pl.
— 1918 *b*. — On *Pygastrides* Loven, a problematical Holectypoid. *Ibid.*, *N.S.*, (6), *5*, 489-500, 1 pl.
— 1920 *a*. — The morphology and evolution of the ambulacrum in the Echinoidea Holectypoida. *Philos. Trans. roy. Soc. London*, (B), *209*, 377-480, 4 fig., 9 pl.
— 1920 *b*. — On *Apalopygus* gen. nov. and the affinities of some recent Nucleolitoida and Cassidulolda. *Geol. Mag.*, *57*, 393-401, 1 pl.
— 1926. — The Echinoid genus *Oligopygus* de Loriol. *Ibid.*, *63*, 371-376, 4 fig.
— 1934. — The lantern and girdle of some recent and fossil Echinoidea. *Philos. Trans. roy. Soc. London*, (B), *223*, 617-649, 26 fig., 3 pl.
— 1943. — Evolution and habit among the Echinoidea : some facts and theories. *Quart. Jour. Geol. Soc. London* (*Proc. Geol. Soc. London*), *99*, LII-LXXV.

HERKLOTS (J. A), 1854. — Fossiles de Java recueillis par M. Fr. Junghun. 4e partie. Échinodermes. Leiden. 28 p., 5 pl.

HYMAN (L. H.), 1955. — The Invertebrates : Echinodermata. The coelomate Bilateria. Vol. IV. New York, Toronto, London, Mc Graw-Hill Book Cy, Inc. 763 p., 280 fig.

JACKSON (R. T.), 1912. — Phylogeny of the Echini. *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, *7*, 1-491, 255 fig., 76 pl.
— 1922. — Fossil Echini of the West Indies. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, n° 306, 103 p., 18 pl.

JANET (Ch.) et CUÉNOT (L.), 1890-1891. — Note sur les orifices génitaux multiples, sur l'extension des pores madréporides hors du madréporite et sur la terminologie de l'appareil apical chez les Oursins. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (3), *19*, 295-304, 11 fig.

JEANNET (A.), 1928. — Contribution à l'étude des Échinides tertiaires de la Trinité et du Vénézuela. *Mém. Soc. paléont. suisse*, *48*, 1-49, 12 fig., 6 pl.

Source : MNHN, Paris

— 1959. — Sur quelques Échinides tertiaires de la Trinité. *Verh. Naturf. Ges. Basel, 70*, n° 2, 193-204, 9 pl.

Jesionek-Szymanska (W.), 1963. — Échinides Irréguliers du Dogger de Pologne. *Acta palaeont. polonica, 8*, n° 3, 293-414, 14 pl. texte, 7 pl. h.t.

Kalabis (V.), 1949. — Monographie des Clypéastres du Miocène de Tchécoslovaquie. *Rospravy Stat. Geol. Ceskos. Rep., Praha, 11*, 1-115, 8 pl.

Kier (P. M.), 1957. — Tertiary Echinoidea from British Somaliland. *Jour. Pal., 31*, n° 5, 839-902, 20 fig., 5 pl.
— 1962. — Revision of the Cassiduloid Echinoids. *Smithson. Miscell. Coll., 144*, n° 3, 262 p., 184 fig., 44 pl.

Klein (J. T.), 1734. — Naturalis dispositio Echinodermatum. Accessit lucubratiuncula de aculeis Echinorum marinorum, cum spicilegio de Belemnitis. Gedani, Th. J. Schreiber. 79 p., 37 pl.

Koch (A.), 1885. — Die aitterlären Echiniden Siebenbürgens. *Jahrb. kön. ungar. geol. Anst., Mitth., 7*, n° 2, 47-132, 4 pl.

Koehler (R.), 1895. — Notes échinologiques. *Rev. Biol. Lille, 7*, n° 2, 317-342, 1 pl.
— 1924. — Anomalies, irrégularités et déformations du test chez les Échinides. *Ann. Inst. Océanog., N.S., 1*, n° 5, 159-480, 32 pl.

Konoiel (R.), 1949. — Les *Echinocorys* du Danien de Danemark, de Suéde et de Pologne. *Trav. Serv. géol. Pologne, 5*, 37 p., 61 fig., 18 pl.

Kulp (J. L.), 1961. — Geologic time scale. *Science* (*Amer. Ass. Adv. Sc.*), *133*, n° 3459, 1105-1114.

Lamarck (J.-B. de), 1816. — Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. T. III (Échinides : 1-59). Paris, Verdière.

Lambert (J.), 1893. — Études morphologiques sur le plastron des Spatangides. *Bull. Soc. Sc. hist. et nat. Yonne, 47*, 55-98, 23 fig.
— 1898. — Échinodermes. *Rev. crit. Paléozool.*, (2), n° 4, 163-167.
— 1902. — Description des Échinides fossiles de la province de Barcelone. 1re partie. *Mém. Soc. géol. Fr.*, n° 24, *9*, 57 p., 5 fig., 4 pl.
— 1903. — Description des Échinides crétacés de la Belgique. I. Étude monographique sur le genre *Echinocorys*. *Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belgique, 2*, 151 p., 6 pl.
— 1905 *a*. — Notes sur quelques Échinides éocéniques de l'Aude et de l'Hérault. *In* Doncieux L. : Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault. *Ann. Univ. Lyon, N.S., 1*, n° 17, 36 p., 1 pl.
— 1905 *b*. — *In* Chautard J. : Note sur les formations éocènes du Sénégal. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (4), *5*, 141-151, 1 pl.
— 1906 *a*. — Étude sur les Échinides de la molasse de Vence. *Ann. Soc. Lett. Sc. Arts Alpes-Maritimes, 20*, 64 p., 2 fig., 10 pl.
— 1906 *b*. — *In* Meunier St. : Observations sur la géologie du Sénégal. *Le Naturaliste, 28*, (2), n° 471, 233-234, 1 fig.
— 1906 *c*. — Description des Échinides fossiles de la province de Barcelone. 2e partie. *Mém. Soc. géol. Fr.*, n° 24, *14*, 70 p., 3 fig., 5 pl.
— 1907. — Description des Échinides fossiles des terrains miocéniques de la Sardaigne. *Mém. Soc. paléont. suisse, 34*, 1-72, 5 pl.
— 1908. — Description des Échinides fossiles des terrains miocéniques de la Sardaigne. 2e partie. *Ibid., 35*, 74-142, 6 pl.
— 1910. — Échinodermes. *Rev. crit. Paléozool., 14*, n° 3, 217-227.
— 1912, 1915, 1927. — Révision des Échinides fossiles du Bordelais. *Actes Soc. linn. Bordeaux, 66, 69, 79*, 188 p., 4 pl.
— 1913. — Description des Échinides des terrains néogènes du bassin du Rhône. III. *Mém. Soc. paléont. suisse, 39*, 46 p., 3 pl.
— 1914 *a*. — Note sur la synonymie des espéces vivantes de Clypéastres. *Ann. Soc. linn. Lyon, 61*, 275-300.
— 1914 *b*. — Échinodermes. *Rev. crit. Paléozool., 18*, n° 3, 108-120.

Source : MNHN, Paris

— 1916. — Échinodermes. *Ibid.*, *20*, n° 1, 15-21.
— 1918 *a*. — Considérations sur la classification des Échinides Atélostomes. *Mém. Soc. acad. Aube*, *82*, 48 p., 4 fig.
— 1918 *b*. — Révision des Échinides du Nummulitique de la Provence et des Alpes françaises. *Mém. Soc. paléont. suisse*, *43*, 61 p., 2 pl.
— 1920 *a*. — Sur quelques genres nouveaux d'Échinides. *Mém. Soc. acad. Aube*, *83* et *84*, 145-174, 2 pl.
— 1920 *b*. — *In* Castex L. et Lambert J. : Révision des Échinides des falaises de Biarritz. *Actes Soc. linn. Bordeaux*, *71*, 117-206, 2 pl.
— 1927. — Révision des Échinides fossiles de la Catalogne. 1re partie. *Mém. Mus. Ci. nat. Barcelona, Ser. geol.*, *1*, n° 1, 102 p., 4 pl.
— 1928 — Note sur quelques Échinides récoltés par M. Walther Staub dans le Néogène de l'Est du Mexique. *Eclog. geol. Helvet.*, *21*, n° 1, 272-283, 6 fig., 1 pl.
— 1931 *a*. — Note sur le groupe des *Oligopygus*. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (5), *1*, 289-304, 3 fig., 1 pl.
— 1931 *b*. — Étude sur les Échinides fossiles du nord de l'Afrique. *Mém. Soc. géol. Fr., N.S.*, *7*, n° 16, 228 p., 8 pl.
— 1933. — Échinides de Madagascar communiqués par M. H. Besairie. *Ann. géol. Serv. Mines Madagascar*, n° 3, 7-49, 8 fig., 4 pl.
— 1935 *a*. — Note sur quelques Échinides fossiles. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (5), *5*, 359-376, 1 pl.
— 1935 *b*. — Sur quelques Échinides fossiles de Valence et d'Alicante communiqués par M. le Prof. Darder Pericas. *Bol. Soc. españ. Hist. nat.*, *35*, 359-371, 2 pl.
— 1936 *a*. — Nouveaux Échinides fossiles de Madagascar. *Ann. géol. Serv. Mines Madagascar*, n° 6, 1-32, 4 pl.
— 1936 *b*. — *In* Lambert J. et Jacquet F. : Les Échinides fossiles du Sénégal. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (5), *6*, 339-361, 3 pl.
— 1937. — Échinides fossiles du Maroc. Introduction stratigraphique par H. Termier. *Notes et Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, n° 39, 109 p., 4 pl.
— 1938. — Note sur quelques Échinides fossiles communiqués par MM. Dalloni et Schoeller. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (5), *8*, n° 3-4, 273-286, 1 fig., 1 pl.

Lambert (J.) et Jeannet (A.), 1928. — Nouveau catalogue des moules d'Échinides fossiles du Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel. *Mém. Soc. helv. Sc. nat.*, *64*, n° 2, 79-233, 2 pl.

Lambert (J.) et Thiéry (P.), 1909-1925. — Essai de nomenclature raisonnée des Échinides. Chaumont, L. Ferrière. 607 p., 15 pl.

Laube (G. C.), 1868. — Ein Beitrag zur Kenntniss der Echinodermen des vicentinischen Tertiärgebletes. *Denkschr. kais. Akad. Wissen., Math.-Natur. Kl.*, *28*, n° 2, 38 p., 7 pl.
— 1869. — Ueber einige fossile Echiniden von den Murray Cliffs in Süd-Australien. *Sitzungsb. kais Akad. Wissen., Math.-Natur. Kl.*, *59*, n° 1, 183-198, 1 pl.
— 1871. — Die Echinoiden der oesterreichisch-ungarischen oberen Tertiärablagerungen. *Abhandl. kais. kön. geol. Reichsansl.*, *5*, n° 2, 55-74, 4 pl.

Lecointre (G.), 1952. — Recherches sur le Néogène et le Quaternaire de la côte atlantique du Maroc. *Notes et Mém. Serv. géol. Maroc*, n° 99, t. 11, Paléontologie. 173 p., 13 fig., 27 pl.

Lehman (J.-P.), 1959. — A propos de la « loi » de récapitulation. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), *1*, n° 7, 638-640.

Leriche (M.), 1939. — Les rapports entre les formations tertiaires du bassin belge et du bassin de Paris. *Bull. Soc. belge Géol., Paléont. et Hydrol.*, *47*, 552-615, 4 fig., 2 pl.

Leske (N. G.), 1778. — Jacobi Theodori Klein Naturalis Dispositio Echinodermatum. Addimenta ad Kleinii dispositionem Echinodermatum. Lipsiae, Officina Gleditschiana. xxii + 279 p., 54 pl.

Loriol (P. de), 1875. — Description des Échinides tertiaires de la Suisse. *Mém. Soc. paléont. suisse*, *2* et *3*, 142 p., 23 pl.
— 1876. — Note sur quelques espèces nouvelles appartenant à la classe des Échinodermes. *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, *24*, 17 p., 2 pl.

Source : MNHN, Paris

— 1880. — Monographie des Échinides contenus dans les couches nummulitiques de l'Égypte. *Ibid.*, *27*, part. 1, 92 p., 11 pl.
— 1882. — Description des Échinides des environs de Camerino (Toscane). *Ibid.*, *28*, n° 3, 1-32, 3 pl.
— 1883 *a*. — Catalogue raisonné des Échinodermes recueillis par M. V. de Robillard à l'île Maurice. *Ibid.*, *28*, n° 8, 64 p., 6 pl.
— 1883 *b*. — Eocäne Echiniden aus Aegypten und der libyschen Wüste. *Palaeontog.*, *30*, 2. Th. (supplément, 1883-1903), 60 p., 11 pl.
— 1896. — Description des Échinodermes tertiaires du Portugal. Direction Trav. géol. Portugal, Lisbonne. 50 p., 13 pl.
— 1899. — Notes pour servir à l'étude des Échinodermes. Fasc. 7. *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, *33*, 2e part., n° 1, 34 p., 3 pl.
— 1902 et 1905. — Notes pour servir à l'étude des Échinodermes. 2e série. Fasc. 1 et 3. Bâle et Genève, Georg et Ce ; Berlin, Friedländer. 1-53, 3 pl., et 117-146, 3 pl.

Lovén (S.), 1874. — Études sur les Échinoïdées. *Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.*, *11*, n° 7, 91 p., 53 pl.
— 1883. — On *Pourtalesia*, a genus of Echinoidea. *Ibid.*, *19*, n° 7, 95 p., 21 pl.
— 1887. — On the species of Echinoidea described by Linnaeus in his work Museum Ludovicae Ulricae. *Bihang Till. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.*, *13*, (4), n° 5, 185 p., 9 pl.
— 1888. — On a recent form of the Echinoconidae. *Ibid.*, *13*, (4), n° 10, 13 p., 2 pl.
— 1892. — Echinologica. *Ibid.*, *18*, (4), n° 1, 74 p., 12 pl.

Lovisato (D.), 1910. — Una parola sul *Clypeaster lovisatoi* Cotteau e specie nuove di *Clypeaster* ed *Echinolampas*. *Pa aeont. ital.*, *16*, 137-145, 3 pl.

Lucas (G.), 1953. — Existence dans l'appareil apical des Oursins de deux sortes de plaques génitales. Plans de symétrie cristallographique. *C. R. Acad. Sc.*, *237*, n° 5, 405-407.

Ludwig (H.) et Hamann (O.), 1904. — Die Seeigel. *In* Bronn H. G. : Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd II, Abt. 3, Buch 4. Leipzig, C. F. Winter'sche Verlagshandlung. 965-1413, 18 pl.

Mc Clelland (J.), 1840. — On *Cyrtoma*, a new genus of fossil Echinida. *Calcutta Jour. nat. Hist.*, *1*, n° 2, 155-187, 3 pl.

Manzoni (A.), 1880. — Echinodermi fossili della molassa serpentinosa. *Denkschr. kais. Akad. Wissen., Math.-Natur. Cl.*, *42*, 2. Abt., 185-190, 3 pl.

Marchesini Santos (M. E. C.), 1958. — Equinoides miocenicos da formaçao Pirabas. *Minist. Agria, Div. Geol. Miner., Bol., Bras.*, n° 179, 24 p., 5 pl.

Martin (K.), 1918. — Unsere palaeozoologische Kenntniss von Java. *Beil.-Bd Samml. geol. Reichsmus. Leiden*, (1919), 158 p., 4 pl.

Matheron (Ph.), 1867. — Note sur les dépôts tertiaires du Médoc et des environs de Blaye. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (2), *24*, 197-228, fig.

Mayer-Eymar (C.), 1898. — Neue Echiniden aus den Nummulitengebilden Aegyptens. *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zurich*, *43*, 10 p., 4 pl.

Mazzetti (G.), 1881. — Echinodermi fossili di Montese. *Ann. Soc. Nat. Modena*, *15*, 18 p., 3 pl. (ouvrage non vu).
— 1885-1887. — *In* Mazzetti G. et Pantanelli D. : Cenno monografico interno alla fauna fossile di Montese. Part. I et II. *Atti Soc. Nat. Modena*, (3), *4*, 58-96, 2 pl. ; *6*, 48-54, 1 pl. (ouvrage non vu).
— 1894. — Echinidi fossili del Vicentino o nuovi o poco noti. *Mem. pontif. Accad. Nuovi Lincei*, *10*, 1-16, 1 pl.

Melville (R. V.), 1952. — On a new species of irregular Echinoid (*Plagiochasma coxwellense* sp. nov.) from the lower Greensand of Faringdon, Berks. *Bull. Geol. Surv. G. B.*, n° 4, 1-7, 1 fig., 1 pl.
— 1961. — Dentition and relationships of the echinoid genus *Pygaster* J.L.R. Agassiz 1836. *Palaeontology*, *4*, n° 2, 243-246, 2 pl.

Source : MNHN, Paris

Mercier (J.), 1932. — Études sur les Échinides du Bathonien de la bordure occidentale du bassin de Paris. *Mém. Soc. linn. Normandie, N.S., Géologie, 2*, 273 p., 34 fig., 11 pl.

Meznerics (I.), 1941. — Neue Stacheihäuter (Echinodermen) aus dem Miocän Ungarns. *Ann. Hist. nat. Mus. nation. Hungarici, Miner. Geol. Paleont., 34*, 83-96, 3 pl.

Michelin (H.), 1851. — Description de quelques nouvelles espèces d'Échinides. *Rev. et Mag. Zool.*, n° 2, 3 p., 2 pl.

Mirigliano (S.), 1938. — *Echinolampas delorenzoi*. *Riv. ital. paleont., 44* (Ann. 17), 46-50, 2 fig., 1 pl.

Moore (H. B.), 1935-1936. — A comparison of the biology of *Echinus esculentus* in different habitats. Pt II. *Jour. Mar. Biol. Assoc., N.S., 20*, n° 1, 109-128, 10 fig.

Moret (L.) 1940. — Manuel de Paléontologie animale. 1re édit. Paris, Masson & Cie. 675 p., 241 fig., 12 tabl. (Échinides : 170-205, fig. 64-73).

Morishita (A.), 1960. — Biostratigraphical studies of Japanese tertiary Echinoids. *Jour. Earth Sc. Nagoya Univ., 8*, n° 1, 17-71, 21 fig., 1 carte.

Mortensen (Th.), 1927. — Sur les Échinides recueillis par l'Expédition du « Travailleur » et du « Talisman ». *Archiv. Mus. nat. Hist. nat.*, (6), *2*, 21-34, 10 fig., 2 pl.
— 1928. — A monograph of the Echinoidea. I. Cidaroidea. Copenhagen, C.A. Reitzel ; Londres, Humphrey Milford. 551 p., 173 fig., 88 pl.
— 1935. — A monograph of the Echinoidea. II. Bothriocidaroida, Melonechinoida, Lepidocentroida and Stirodonta. Copenhagen, C.A. Reitzel ; London, Humphrey Milford. 647 p., 377 fig., 89 pl.
— 1943. — A monograph of the Echinoidea. III. 2. Camarodonta I. ; III. 3. Camarodonta II. Copenhagen, C. A. Reitzel. 533 p., 321 fig., 56 pl. ; et 446 p., 215 fig., 66 pl.
— 1948 *a*. — Report on the Echinoidea collected by the United States Fisheries Steamer « Albatross » during the Philippine Expedition, 1907-1910. Pt 3. *Bull. U.S. nat. Mus.*, n° 100, *14*, n° 3, 89-140.
— 1948 *b*. — A monograph of the Echinoidea. IV. 1. Holectypoida, Cassiduloida. Copenhagen, C.A. Reitzel. 371 p., 326 fig. 14 pl.
— 1948 *c*. — A monograph of the Echinoidea. IV. 2. Clypeastroida. Copenhagen, C.A. Reitzel. 471 p., 258 fig., 72 pl.
— 1948 *d*. — Report on the Echinoidea of the Murray Expedition. Pt II. *Scient. Rep. J. Murray Exped. 1933-1934, London, 9*, n° 1, 1-15, 1 pl.
— 1949. — New Echinoidea (Cassiduloida, Clypeastroida). Preliminary notice. *Vidensk. Medd. Naturh. Foren. Kejb., 111*, 67-72.
— 1951. — A monograph of the Echinoidea. V. Spatangoida. 2. Amphisternata II. Copenhagen, C.A. Reitzel. 593 p., 286 fig., 64 pl.

Müller (Fritz), 1864. — Für Darwin. Leipzig.

Nelli (B.), 1907. — Il Miocene del Monte Titano nella Republica di S. Marino. *Boll. Soc. geol. ital.*, 26, 239-320, 3 pl.

Nichols (D.), 1959 *a*. — Mode of life and taxonomy in irregular sea-urchins. *In* Function and Taxonomic Importance. *Systematics Association, Publ.* n° 3, 61-80, 7 fig.
— 1959 *b*. — Changes in the chalk Heart-Urchin *Micraster* interpreted in relation to living forms. *Philos. Trans. roy. Soc. London*, (B), *242*, n° 693, 347-437, 46 fig.

Nisiyama (S.), 1935. — On some fossil Echinoids from North-Eastern Japan. *Res. Bull. Saito Ho-On Kai Museum, 5*, 131-172, 7 fig., 1 pl.

Noetling (F.), 1885. — Die Fauna des Samländischen Tertiärs. *Abhandl. geol. Specialk. Preussen u. Thüring. Staat.*, Th. 1, *6*, n° 3, 216 p., 2 pl. + atlas (27 pl.)

Ooster (W. A.), 1865. — Pétrifications remarquables des Alpes suisses. Synopsis des Échinodermes fossiles des Alpes suisses. Genève et Bâle, H. Georg. 132 p., 29 pl.

Oppenheim (P.), 1898. — Paläontologische Miscellaneen. *Zeitschr. deutsch. geol. Ges., 50*, 147-167, 3 fig., 2 pl.

Source : MNHN, Paris

— 1900-1901. — Die Priabonaschichten und ihre Fauna in Zusammenhange mit gleichalterigen und analogen Ablagerungen. *Palaeontog.*, *47*, 1-348, 33 fig., 21 pl.
— 1902. — Revision der tertiären Echiniden Venetiens und des Trentino, unter Mitthellung neuer Formen. *Zeitschr. deutsch. geol. Ges.*, *54*, 159-283, 23 fig., 3 pl.

Orbigny (A. d'), 1853-1855. — Paléontologie française. Terrains crétacés. T. 6. Échinodermes. Paris, V. Masson. 599 p., 206 pl.

Pavay (E.), 1871. — Die geologischen Verhältnisse der Umgebung von Klausenburg. *Jahrb. kön. ungar. geol. Anst.*, *1*, 327-462, 2 pl.
— 1873. — Eine neue *Echinolampas* Art aus der Ordnung der fossilen Seelgel. *Földt. Közl.*, *3*, 14 p., 1 pl.
— 1874. — Die fossilen Seelgel des Ofner Mergels. *Mitth. Jahrb. kön. ung. geol. Anst.*, *3*, n° 2, 188 p., 8 pl.

Pérès (J.-M.), 1961. — Océanographie biologique et biologie marine. T. I. La vie benthique. Paris, Presses Universitaires de France. 541 p., 35 fig.

Peron (A.) et Gauthier (V.), 1891. — Voir Cotteau, G. Peron A. et Gauthier V.

Perrier (E.), 1869. — Recherches sur les pédicellaires et les ambulacres des Astéries et des Oursins. *Ann. Sc. nat., Zool.*, (5), *12*, 197-304, 2 pl.

Philip (G. M.), 1963. — Two australian tertiary Neolampadids, and the classification of Cassiduloid Echinoids. *Palaeontology*, *6*, n° 4, 718-726, 2 fig., 2 pl.

Pinar (N.), 1952. — Sur une méthode de détermination de Clypeaster d'Anatolie. *Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul*, (*B*), *17*, n° 1, 1-31, 12 fig., 3 pl.

Pinar (N.) et Roman (J.), 1953. — Échinides miocènes de la région de Tercan (Turquie). *Ibid.*, (*B*), *18*, n° 3-4, 173-182, 1 fig., 1 pl.

Pomel (A.), 1869. — Revue des Échinodermes et de leur classification pour servir d'introduction à l'étude des fossiles. Paris, Deyrolle. 67 p.
— 1883. — Classification méthodique et Genera des Échinides vivants et fossiles. Alger, A. Jourdan. 132 p., 1 pl.
— 1885. — Les Échinides du Kef Ighoud. *Matér. Carte géol. Algérie*, (1), 31 p., 3 pl.
— 1885-1887. — Paléontologie ou description des animaux fossiles de l'Algérie. Zoophytes, 2e fasc. Échinodermes. 1re et 2e livr. Alger, A. Jourdan. 344 p., 80 pl.
— 1888. — Sur le *Thagastea*, nouveau genre d'Échinide éocène d'Algérie, et observations sur le groupe des Fibulariens. *C. R. Acad. Sc.*, *106*, 373-374.

Quenstedt (F. A.), 1875. — Petrefactenkunde Deutschlands. 1. Abt. 3. Bd. Die Echiniden. 720 p., 28 pl. Leipzig, Fues's Verlag.

Raup (D. M.), 1956. — *Dendraster* : a problem in Echinoid taxonomy. *Jour. Pal.*, *30*, n° 3, 685-694, 4 fig.
— 1959. — Cristallography of Echinoid calcite. *Jour. Geol.*, *67*, n° 6, 661-674, 7 fig.
— 1962. — The phylogeny of calcite cristallography in Echinoids. *Jour. Pal.*, *36*, n° 4, 793-810, 4 fig.

Roman (J.), 1954. — Sur le genre *Echinolampas*. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (6), *4*, 689-699, 1 fig., 1 pl.-texte.
— 1956. — Éléments d'une étude biométrique de quelques espèces d'*Echinolampas* éocéniques. *Ibid.*, (6), *6*, 135-150, 2 fig.
— 1957. — Les dyssymétries des *Echinolampas* fossiles (Échinides Exocycles Cassiduloïdes). *Ibid.*, (6), *7*, 67-82, 1 fig.
— 1958. — Échinides du Miocène de France avec allusion spéciale aux *Echinolampas*. *C. R. Congr. Soc. Sav.*, Aix et Marseille, *Sect. Sc.*, (Colloque sur le Miocène), 247-263.
— 1961. — Échinides éocènes de la région d'Eskisehir (Anatolie occidentale). *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), *3*, 518-524, 1 fig., 1 pl.

Roman (J.) et Gorodiski (A.), 1959. — Échinides éocènes du Sénégal. *Notes Serv. géol. et Prosp. min. A. O. F.*, n° 3, 91 p., 1 pl.-texte, 3 pl.-h.t.

Rouch (J.), 1957. — Les Océans. Paris, Armand Colin. 216 p.

Saint-Seine (R. de), 1958. — Proposition d'une nomenclature morphologique pour les aires coronales des Échinides. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (2), *30*, n° 4, 367-370, 2 fig.

Source : MNHN, Paris

Sanchez Roig (M.), 1924. — Revision de los Equinidos fosiles cubanos. *Mem. Soc. cubana Hist. nat. Felipe Poey*, *6*, n° 1 et 2, 8-52, et 73-92, 14 pl.
— 1926. — Contribucion a la paleontologia cubana. « Los Equinodermos fosiles de Cuba ». *Bol. Minas Cuba*, n° 10, 134 p., 43 pl.
— 1949. — Los Equinodermos fosiles de Cuba. Paleontologia cubana. I. *Rev. Soc. cubana Ingen.*, *45*, n° 3, 3-302, 50 pl.
— 1951. — Faunula de Equinodermos fosiles del Terciario, del termino municipal de Moron, provincia de Camagüey. *Mem. Soc. cubana Hist. nat.*, *20*, n° 2, 37-64, 18 pl.
— 1952. — Nuevos generos y especies de Equinodermos fosiles cubanos. *Ibid.*, *21*, n° 1, 1-30, 15 pl.
— 1953*a*. — Algunos Equinoideos fosiles cubanos. *Rev. Agric.*, La Habana, 1953, 53-67, 21 pl.
— 1953*b*. — Nuevos Equinidos fosiles de la fauna cubana. *Anales Acad. Cienc. medic., fisic. y natur.*, La Habana, *91*, 135-176, 12 pl.

Safoundjieva (V.), 1964. — Les fossiles de Bulgarie. VI-B. Paléogène. Echinoidea. Sofia, Académie bulgare des Sciences. 64 p., 24 pl. (en bulgare, résumé en français) (ouvrage paru pendant l'impression).

Sartenaer (P.), 1959. — La plongée en scaphandre autonome au service de la taphonomie, *Bull. Inst. Océanog.*, n° 1159, 14 p.
— 1963. — Nos yeux sous la mer. Le point de vue d'un paléontologue. *Les Naturalistes belges*, *44*, 197-223, 6 fig.

Schaffer (F. X.), 1912. — Das Miocän von Eggenburg. *Abhandl. kais. kön. geol. Reichsanst.*, *22*, n° 2, 127-193, 4 fig., 12 pl.

Schaffer (H.), 1962. — Die Scutelliden des Miozäns von Oesterreich und Ungarn. *Paläontol. Zeitschr.*, *36*, n° 3/4, 135-170, 10 fig., 5 pl.

Schafhäutl (K. E.), 1863. — Süd-Bayerns Lethaea geognostica. Der Kressenberg und die südlich von ihm gelegenen Hochalpen. Leipzig, Leopold Voss. 487 p. + atlas (98 pl.).

Schauroth (C. F. von), 1865. — Verzeichniss der Versteinerungen im Herzogl. Naturaliencabinet zu Coburg. Stuttgart, E. Schwelzerbart'sche Verlagshandlung. 327 p., 30 pl.

Schmidt (H.), 1959. — Morphogénèse et morphographie en paléontologie. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), *1*, 641-644.

Schwarzbach (M.), 1963. — Climates of the past. An Introduction to paleoclimatology. Trad. anglaise de la 2e édition. Londres, Van Nostrand. xii + 328 p., 134 fig., 49 tabl.

Serres (E..R. A.), 1824. — Anatomie comparée du cerveau dans les quatres classes des animaux vertébrés. T. I. Paris et Montpellier, Gabon & Cie. xl + 576 p., + atlas (16 pl.).

Seunes (J.), 1896. — Note sur quelques Échinides des faluns miocènes de la Bretagne. *Bull. Soc. scient. médic. Ouest*, *5*, n° 2, 82-89, 3 pl.

Smiser (J. S.), 1935. — A revision of the Echinoid Genus *Echinocorys* in the Senonian of Belgium. *Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belgique*, n° 67, 52 p., 25 fig., 2 pl.

Smyth (R. B.), 1874. — Report of progress. *Geol. Surv. Victoria*, *Prog. Repl*, n° 1, 1-45.

Socin (C.), 1946. — Fossile eocenico con iserizione geroglifica rinvenuto in Eliopoli. *Atti Soc. tosc. Sc. nat., Mem.*, *53*, 163-171, 1 fig.

Stefanini (G.), 1907. — Conoclipeidi e Cassidulidi conoclipeiformi. *Boll. Soc. geol. ital.*, *26*, n° 3, 343-376, 2 pl.
— 1908*a*. — Echinidi miocenici di Malta esistenti nel museo di geologia di Firenze. *Ibid.*, *27*, 435-483, 1 pl.
— 1908*b*. — Echinidi del Miocene medio dell'Emilia. Part. 1. *Palaeont. ital.*, *14*, 65-119, 4 pl.
— 1911. — Note echinologiche. IV. *Echinolampas cytherea sp. n. Riv. ital. Paleont.*, *17*, n° 4, 90-93, 1 pl.

Source : MNHN, Paris

— 1919. — Fossili del Neogene veneto. Parte 2. Brachiopoda-Echinodermata. *Palaeont. ital.*, *25*, 127-171, 2 pl.
— 1924. — Relations between American and European tertiary echinoid faunas. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, *35*, 827-846, 4 fig.

Stephenson (D. G.), 1963. — The spines and diffuse fascioles of the cretaceous echinoid *Echinocorys scutata* Leske. *Palaeontology*, *6*, n° 3, 458-470, 6 fig.

Stoll (N. R.), Dollfus (R. Ph.), Forest (J.), *et al.*, 1961. — International Code of Zoological Nomenclature adopted by the XV International Congress of Zoology. London, International Trust for Zoological Nomenclature. 176 p.

Strakhov (N. M.), 1957. — Méthodes d'étude des roches sédimentaires (trad. du russe). *Ann. Serv. Inf. géol. B. R. G. M.*, n° 35. T. 1 et 2. 542 p., 133 fig., 43 pl. ; et 535 p., 154 fig., 8 pl.

Szörényi (E.), 1929. — A budai marga és faunaja. A Földtani Szemle melleklete, Budapest. 45 p., 1 pl.
— 1950. — Note sur quelques Échinides des gîtes tortoniens de la Montagne Mecsek (Hongrie). *Földt. Közl.*, *80*, n° 4-6, 140-148, 2 pl.
— Miozäne Echinoiden aus den westlichen Teilen der Ukraine. *Geol. hung., Ser. palaeont.*, n° 23, 122 p., 8 pl.
— 1955. — Notes pour servir à l'étude des *Archiacia* (Échinides). *Acta geol.*, *3*, n° 4, 383-392, 9 fig.

Taramelli (T.), 1868-1869. — Sopra alcuni Echinidi cretacei e terziarii del Friuli. *Atti real. Ist. Veneto Sc. Lett. Arti*, (3), *14*, 2140-2178, 2 pl.
— 1874. — Di alcuni Echinidi eocenici dell'Istria. *Atti Adun. Ist. Veneto Sc. Lett. Arti*, (4), *3*, 28 p., 2 pl.

Tate (R.), 1893. — Unrecorded genera of the older tertiary fauna of Australia, including diagnoses of some new genera and species. *Jour. Proceed. Roy. Soc. New South Wales*, *27*, 167-197, 4 pl.

Tavani (G.), 1939. — Fossili del Miocene della Cirenaica. *Palaeont. ital.*, *39* (*N.S.*), *9*, 17-76, 2 pl.
— 1946. — Fossili eocenici della Cirenaica. *Atti Soc. Tosc. Sc. nat., Mem.*, *53*, 172-187, 2 fig.

Termier (G.) et Termier (H.), 1947. — Paléontologie marocaine. I. Généralités sur les Invertébrés fossiles. Paris, Hermann & Cie. 391 p., 22 pl.

Termier (H.) et Termier (G.), 1952 *a*. — La paléoblologie, fil conducteur de l'histoire de la Terre. *Rev. scient.*, *90*, fasc. 1, n° 3315, 31-48.
— 1952 *b*. — Histoire géologique de la Biosphère. La vie et les sédiments dans les géographies successives. Paris, Masson et Cie. 721 p., 117 fig., 8 pl., 35 cartes.
— 1953. — Généralités sur les Échinodermes. Classe des Échinides (Echinoidea Zittel 1883). *In* Piveteau J. : Traité de Paléontologie. T. III. Paris, Masson et Cie. 587-598, 7 fig. 857-947, 249 fig., 5 pl., 1 tabl. h.t.
— 1959. — Évolution et paléogéographie. Paris, Albin Michel. 254 p., 25 fig., 1 dpl. h.t.
— 1960 *a*. — Paléontologie stratigraphique. 4e fasc. Eocène, Oligocène, Miocène, Pliocène, Quaternaire. Paris, Masson et Cie. 359-513, 805 fig., 16 tabl.
— 1960 *b*. — Atlas de paléogéographie. Paris, Masson et Cie. 99 p., 8 fig., 36 cartes.

Tessier (F.), 1952. — Contributions à la stratigraphie et à la paléontologie de la partie ouest du Sénégal (Crétacé et Tertiaire). *Bull. Dir. Mines A.O.F.*, n° 14, *1* et *2*. 572 p., 65 fig., 44 pl., 2 cartes géol. h.t.

Thiéry (P.), 1909. — Rectifications de nomenclature. *Rev. crit. Paléozool.*, *13*, 136-137.

Tintant (H.), 1963. — Les Kosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Essai de paléontologie quantitative. *Publ. Univ. Dijon*, *39*, 500 p., 92 fig., atlas (58 pl.).

Tomor Thirring (J.), 1934. — A Bakony dudar oszlopi Sürü hegycsoportjanak földtani es öslenytani viszonyai. A Földtani Szemle melleklete, Budapest.

Source : MNHN, Paris

— 1936. — Palaeontologische Neulgkeiten aus dem Bakony Gebirge. *Földt. Közl.*, *66*, 51-68, 2 pl.

Tournouër (R.), 1868. — Sur les lambeaux de terrain tertiaire des environs de Rennes et de Dinan, en Bretagne, et particullèrement sur la présence de l'étage des sables de Fontainebleau aux environs de Rennes. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (2), *25*, 367-391.

Ubisch (L. von), 1913. — Die Anlage und Ausbildung des Skeletsystems elniger Echinlden und die Symmetrieverhältnisse von Larve und Imago. *Zeitschr. f. wissensch. Zool.*, *104*, n° 1, 119-156, 2 pl. (trad. par Devriès A. (1954) *in Trav. Lab. Géol. gén. Fac. Sc. Alger.* 40 p., 3 fig., 2 pl. (polycopié)).

Vadasz (E.), 1915 — Die mediterranen Echlnodermen Ungarns. *Geol. hung.*, *I*, n° 2, 79-256, 123 fig., 6 pl.

Valentin (G.), 1841. — Anatomie du genre *Echinus*. *In* Agassiz L.: Monographies d'Échinodermes vivants et fossiles. Anatomie des Échlnodermes. 1re monographie. Neuchâiel, aux frais de l'auteur. 126 p., 9 pl.

Veiga Ferreira (O. Da), 1961. — Equinideos do Miocenlco de Portugal continental e llhas adjacentes. *Comun. Serv. geol. Portugal*, *45*, 529-564, 17 pl.

Veillon (M.) et Vigneaux (M.), 1961. — Stratigraphie des calcalres de Blaye (Gironde). *C.R. Acad. Sc.*, *252*, 2575-2577.

Venzo (S.), 1934 *a*. — Dl alcuni Echinoderml dell'Eocene dell'Isola di Rodi. *Bott. Soc. geol. ltal.*, *53*, n° 1, 121-132, 1 pl.
— 1934 *b*. — Nuove forme del Cattlano di Monte Brione. *Studi Trentini Sc. nat.*, Ann. 15, *13*, n° 2-3, 103-116, 1 pl.
— 1934-1935. — I fosslli dei Neogene Trentino, Veronese e Bresclano. II. Cefalopodi, Gasteropodi, Scafopodi, Echinidi e Celenterati. Conclusioni. *Palaeont. ital.*, *35* (*N.S.*, *5*), 201-255, 3 pl.
— 1941. — Fossili ollgocenici della Valle del Maso (Valsugana). *Studi Trentini Sc. nat.*, *22*, n° 3, 173-210, 3 pl.

Weisbord (N. E.), 1934. — Some cretaceous and tertiary Echinoids from Cuba. *Bull. amer. Paleont.*, *20*, n° 70 C, 102 p., 9 pl.

Westeroren (A.), 1911. — *Echinoneus* and *Micropetalon*. *Mem. Mus. Comp. Zool.*, *39*, n° 2, 35-68, 31 pl.

Woods (J. E. Tenison), 1867. — The tertiary rocks of South Australia. Pt IV. Fossil Echinidae. *Ann. Rep. Trans. Adelaide Phil. Soc.*, n° 1-2, 2 p.

Wright (Th.), 1855. — On fossils Echinoderms from the island of Malta. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (2), *15*, n° 86, 101-127 ; n° 87, 175-196 ; n° 88, 262-277 ; 4 pl.
— 1864. — On the fossil Echinidae of Malta. *Quart. Jour. geol. Soc. London*, *20*, 470-491, 2 pl.

Zittel (K. A.), 1883. — Traité de Paléontologie. T. I. Paléozoologie. Part. I. Protozoa, Coelenterata, Echinodermata et Molluscoidea. Trad. par Ch. Barrois. Paris, Doin ; Munich et Leipzic, Oldenbourg. (Echinoidea : 467-565, fig. 338-410).

Zoeke (M. E.), 1952. — Sur la croissance du squelette des *Clypeaster* fossiles. *C.R. Acad. Sc.*, *234*, 1999-2002, 6 fig.

Printed in France Achevé d'Imprimer le 30 Octobre 1965

Pierre André, imp., 244, Boulevard Raspail, Paris 14e
Dépôt légal : 4e Trimestre 1965

Source : MNHN, Paris

INDEX

I. — INDEX DES TERMES ANATOMO-MORPHOLOGIQUES

N. B. — L'Index renvoie seulement aux pages et aux figures où sont expliqués les principaux termes employés.

A

a (colonne) : — d'un ambulacre 126 ; fig. 97
— d'un interambulacre 142 ; fig. 105
aires périplastronales 173
ambitus 8, 9 ; fig. 3
ambulacre (= aire ambulacraire) 7, 9 ; fig. 2, 3
— pétaloïde 27
— subpétaloïde 27
amphisterne (plastron) 145 ; fig. 110
anneau (radiole) 163 ; fig. 120
anse directe (tube digestif) 148
— récurrente (tube digestif) 148
anus 7
apex, appareil apical 7, 8 ; fig. 1
appareil apical compact 13
— — disparate 203
— — monobasal 13
— — tétrabasal 13
apophyse apicale 17, 18, 154 ; fig. 9, 116
apophyses (ceinture pérignathique) 124
assule 20
asterne (plastron) 145
auricules 124, 126 ; fig. 97 ; pl. V, fig. 3 et 8

B

b (colonne) : — d'un ambulacre 126 ; fig. 97
— d'un interambulacre 142 ; fig. 105
basales (plaques) 13
basicoronales (plaques) 140
bisériés (pores) 80
bouche 7
branche (d'un pétale) : voir zone porifère
bourrelet (floscelle) 9, 21 ; fig. 2
bouton (radiole) 163 ; fig. 120

C

canal podial 23
ceinture pérignathique 8, 124
colonne : — de plaques 20
— de pores 21
cône (tubercule) 163 ; fig. 121
conjugaison, conjugués (pores) 22, 23 ; fig. 11
corona : voir couronne
couronne 7
crénelure, crénelé (tubercule) 163 ; fig. 121
crénulation 164

D

demi-plaque externe 44
— interne 20, 21, 35 ; fig. 20
deuxième série (plaques, colonnes, demi-ambulacres) 36, 76 ; fig. 21, 61

Source : MNHN, Paris

E

épistroma 61, 168 ; fig. 43 ; pl. IX, fig. 10 ; pl. X, fig. 4

F

face apicale 8 ; fig. 1
— orale 9 ; fig. 2
facette articulaire (radiole) 163 ; fig. 120
floscelle 21
fossettes 145, 168 ; fig. 110
fouisseur 173

G

génitales (plaques) : voir basales
goulot péristomal 11, 13, 59 ; fig. 3*bis*, 39
granule 162, 163 ; fig. 121

H

hypophyllode 48

I

infundibulum péristomal 11
interambulacre (= aire interambulacraire) 7, 9 ; fig. 3
interradius (= aire interradiale) 7

L

labre 123
lignes de pores 113, 116 ; fig. 92
— mésentériques 150, 154 ; fig. 116
loi biogénétique 64
— d'hétérotrophe 36

M

madréporite (= plaque madréporique) 13
mamelon (tubercule) 163 ; fig. 121
membrane péristomienne 121, 124 ; fig. 93

N

numérotage : — des ambulacres et des interambulacres 8, 9 ; fig. 1, 2
— des colonnes ambulacraires 126 ; fig. 97
— des colonnes interambulacraires 142 ; fig. 105
— des plaques et des pores 101, 102 ; fig. 85

O

ocellaires (plaques) 14
orifice interne 100, 101, 108 ; fig. 82, 88

P

perforation, perforé (tubercule) 163 ; fig. 121
péripode 58, 64 ; fig. 37
périprocte 7, 9 ; fig. 2
— infère 135
— inframarginal 131
péristome 7, 9 ; fig. 2
— apparent 11, 13, 59 ; fig. 3*bis*, 39
— réel 11, 13, 59 ; fig. 3*bis*, 39
péristomiennes 20

Source : MNHN, Paris

péristomienne bipore 36, 62; fig. 44
— unipore 36, 62 ; fig. 44
pétale (ambulacraire) 8, 9, 20 ; fig. 1, 3
pétales latéraux 28
phyllode 9, 20-21 ; fig. 2, 10
pied ambulacraire : voir podion
piqueté 168
plan de base 8
plan primordial (von Ubisch) 36, 37 ; fig. 21
plaque composée 37
— en chevron 107 ; pl. IV, fig. 1
— en V 107 ; pl. IV, fig. 5
— occluse 50
plastron 145 ; fig. 110
podion (pluriel : podia) 23 ; fig. 11, 12, 13
pores buccaux 50, 59 ; fig. 39
— phyllodéens 49, 64 ; fig. 30
— tentaculaires 14
première série (plaques, colonnes, demi-ambulacres) 36, 76 ; fig. 21, 61
pulvinée (face inférieure) 11

R

radiales (plaques) : voir ocellaires
radioles millaires 162
radius (= aire radiale) 7
rebord péristomal 58, 59, 60 ; fig. 38, 39, 42
région intermédiaire 21
— non-pétaloïde 91
— pétaloïde (= région des pétales) 20

S

scrobicule 163, 167 ; fig. 121, 124
sections (taxinomie) 190-191
sillon ambulacraire 98, 122 ; fig. 94
suture adapicale 101 ; fig. 84
— adorale 101 ; fig. 84
— adradiale 101 ; fig. 84
— perradiale 101 ; fig. 84
système de vestiture 8

T

tessellé 140
thèque 7
tige (radiole) 163 ; fig. 120
triade 37, 51 ; fig. 31
trigéminés (pores) 50
trisériés (pores) 80
trisociation, trisoclées (plaques) 37
tube aquifère 17, 18 ; fig. 9
tubercules variciformes 168

U

unisériés (pores) 80

Z

zone adorale : voir zone basicoronale
— basicoronale 8, 9 ; fig. 3
— de croissance 136, 137 ; fig. 100, 101
— génératrice 20
— latéro-adorale 9, 11 ; fig. 3
— placogène 136
— porifère 20
— — externe 8, 28 ; fig. 1
— — interne 8, 28 ; fig. 1
— sternale 145
zygopores 20

Source : MNHN, Paris

II. — INDEX DES TERMES TAXINOMIQUES

N. B. — L'index comprend les noms de tous les taxa cités (ordres, familles, genres, espèces, etc.).

Les espèces, sous-espèces, variétés d'*Echinolampas s. l.* (genre *Echinolampas*) sont énumérées dans l'ordre alphabétique. Les espèces suivies de « (C.) » appartiennent au sous-genre *Conolampas*, les espèces suivies de « (H.) » au sous-genre *Hypsoclypus*. Les espèces en caractères romains sont considérées comme valides, les espèces en *italique* comme invalides (espèces synonymes, nominales, à supprimer ou n'appartenant pas au genre).

Les espèces appartenant à des genres autres qu'*Echinolampas* figurent sous les noms des genres dont elles font partie.

Les numéros en caractères **gras** renvoient au « Catalogue raisonné des espèces » ou bien aux pages où sont discutés spécialement les taxa correspondants.

A

abreviata 244-245, **265**
acuminata 10, 12, 97, 140, 244-245, 248-249, **266** ; fig. 4
acuminata (laurillardi) (voir richardi) 297
aegyptiaca (ovalis) 293
aequidilalata 230, 231, **266**, 290
aequivoca 230-231, **266**
aequizonata Gregory 1891 = Pllolampas
affinis 40, 47, 223, 230-231, **266**, 277, 305
affinis des auteurs (voir dllatata) 277
affinis Quenstedt (voir zovizzana) 305
africana 16, 27, 33, 80, 84, 190, 193, 195, 230-231, 263, **266**, 281 ; fig. 63, 136
aintabensis 239, **266**
alraghil 248-249, **267**
alberti Michelin 1851 ; Echinolampas très douteux
aldrichi 222, 240-241, **267**, 273
alexandri 22, 83, 139, 163, 183, 225, 227, 252, 254, **267**, 287
algira 252, **267**
aliena 230-231, **267**
almerai 168, 230-231, **267**
alta 193, 226, 230-231, **267**, 274
alta Clark (Palaeolampas) (voir clarkl) 274
alta (gigantea) Koch 1885 157
alta (kleini) 287
altissima 230-231, **268**
Amblypygus 43, 133, 134, 135, 204, 205 ; fig. 99
Amblypygus americanus 222
— dilatatus 222
Amphidelus 66
ampla 244-245, 248-249, **268**
amygdala 230-231, **268**, 269
amygdalina (globulus) 10, 62, 63, 68, 69, 168, 207, 263, 282 ; fig. 44, 53, **136**
anceps 16, 38, 41, 42, 46, 64, 65, 68, 82, 83, 92, 93, 94, 97, 118, 120, 134, 135, 159, 171, 176, 177, 178, 193, 230-231, 265, **268** ; fig. 22, 23, 66, 78 ; pl. III, fig. 6 ; pl. V, fig. 5 ; pl. IX, fig. 8 ; pl. X, fig. 1 ; pl. XII, fig. 4, 5, 6
anguillae (voir lycopersica) 289
angulata 40, 65, 87, 94, 139, 140, 146, 244-245, 248-249, 267, **268**, 270, 289, 297 ; fig. 69) pi. VI, fig. 1
angulata Airaghi (voir alraghil) 267
angulosa (voir ovata) 293
angustifolia 135, 230-231, **268**
angustipetala 248-249, **269**
angustistellata (voir richardi) 297
Anisaster gibberulus 257, 258
Anisopetalus 135, 198, **200**, 206
Anisopelalus elliplicus 200
Anorthoscutum interlineatum 140
antillarum 239, **269**
Antillaster 139
Apalopygidae 202
Apatopygus 93
Aploiampas **185**, 186, 195, 196, 198, 263
Aplolampas lonigensis (à supprimer) 185

Source : MNHN, Paris

appendiculata 134, 146, 158, 170, 171, 173, 178, 230-231, 239, **269** ; pl. VIII, fig. 4, 5 ; pl. IX, fig. 9
Arbacia stellata 144 ; fig. 109
Archaeocidaris 97, 98, 261
archiaci 114, 115, 155, 162, 166, 225, 230-231, **269**, 272, 299 ; fig. 91, **117**
archiaci Duncan et Sladen (voir sladeni) 299
Archiacia 174
Archiacia hungarica 119
— saadensis 18
Archiacidae 202, 203
Arnaudaster 198, 201, 204
arnaudi (Protolampas) **199**, 200, 204 ; pl. X1, fig. 4, 5, 6
arthonensis (archiaci) 114, 115, 155, 162, 269 ; fig. 91, 117
aschersoni 230-231, **269**
Astrolampas 204
atascaderensis Brighton 1926 (= Rhyncholampas (?)) 223
ataxensis 230-231, **269**
Atelostomata 46
atropha 248-249, **270**
Aulechinus 68
australis (voir gambierensis) 281
avellana (florescens) 281

B

baldacli 230-231, **270**
barcensis (voir crameri) 276
barcinensis 10, 15, 16, 42, 49, 59, 64, 92, 99, 103, 139, 143, 144, 145, 158, 170, 181, 211, 244-245, 248-249, 263, **270**, 284 ; fig. 7, 30, 47, 107, 136 ; pl. III, fig. 9 ; pl. IV, fig. 3, 4 ; pl. VII, fig. 1
bardiensis (hemisphaerica) 284
bathystoma 240-241, **270**
beaumonti 12, 49, 57, 87, 88, 92, 120, 143, 239, **270**, 291 ; fig. 4, 29, 70 ; pl. VII, fig. 2
benoisti 239, **270**
bertcherensis 230-231, **271**
biarritzensis 230-231, **271**
bigadanensis (ovalis) 293
blainvillei (subsimilis) 301
blakei (voir depressa) 277
blanchardi (voir rangi) 129, 296
blaviensis 8, 9, 13, 16, 17, 18, 23, 26, 40, 63, 65, 71, 72, 75, 98, 115, 122, 124, 127, 129, 130, 131, 134, 155, 162, 166, 168, 230-231, 257, 263, **271** ; fig. 1-3, 12, 46, 57, 98, 136 ; pl. III, fig. 10 ; pl. IV, fig. 6 ; pl. V, fig. 1 ; pl. IX, fig. 6
bonomii 240-241, **271**
botellai 230-231, **271**
Bothriocidaris 36
bothriopygoides 10, 39, 63, 68, 87, 89, 133, 207, 229, 230-231, 263, **271** ; fig. 72, 136
Bothriopygus *n. sp.* (Devriès 1960 c) 15, 25, 119, 132, 160
bouillei Cotteau *in* de Bouillé 1873 = subsimilis
bouillei Cotteau 1890 (voir jacquoti) 286
brachytona 230-231, **271**
bredeahensis 248-249, **271**
brevis Agassiz *in* Agassiz et Desor 1847 : nominai
brionensis (dorsalis) 278
Brissopsis lyrifera 182
burdigalensis 16, 18, 20, 21, 30, 55, 68, 94, 99, 108, 115, 116, 133, 134, 155, 156, 158, 166, 175, 230-231, 256, 259, **272** ; fig. 8, 34, 99 ; pl. II, fig. 5 ; pl. V, fig. 4 ; pl. VIII, fig. 1, 6, 7 ; pl. XII, fig. 1, 2

C

cachaouensis 222, 239, **272**
calarensis 244-245, 248-249, **272**
Callianassa 258
calvimontana 10, 12, 18, 41, 42, 47, 119, 158, 159, 165, 170, 196, 224, 225, 227, 230-231, 256, 259, **272** ; fig. 4, 26, 118 ; pl. IX, fig. 3
camagueyensis 242-243, **272**
canavarii 248-249, **272**
caranoi 230-231, **272**
caratomoides (voir depressa) 277
Caratomus 133

Source : MNHN, Paris

Caratomus londinianus (voir globulus) 282
Cardiidae 257
Carolla placunoides 257, 258
cartennlensis 244-245, **273**
Cassidulidae 202, 203, 204, 205, 206
Cassidullna 200, 202, 203, 206
Cassidulolda 200, 202, 203, 204, 206
Cassidulus 28, 65, 134, 135, 166, 168
Cassidulus caribaearum 167, 168, 169, 177, 182
— cillptlcus (voir heteropora) 284
cassineilensis 194, 240-241, **273**
castanea (voir ovata) 293
castroi 242-243, **273**
Catopygus 204
cavalonensis 240-241, **273**
cepa 240-241, **273**
chalossensis (elllpsoldalls) 279
checchiai (H.), **nov. nom.**, 250-251, **305**
chelone 248-249, **273**
cherichlrensis 222, 224, 227, 240-241, 267, **273**, 274, 294
chlesai 239, **274**
chuni 252, **274**
Cidaris 36, 65, 176
Cidaris taouzensis 96
clrcularis 240-241, **274**
clarki 230-231, **274**
clauda 31, 244-245, **274**
clevei 222, 268, **274**, 298
clevei Arnold et Clark *(pars)* (voir sandiegensis) 298
Clypeaster 10, 11, 96, 139, 158, 193, 197, 198
Clypeaster excentricus (voir calvimontana) 272
— fornlcatus (voir steiiifera) 300
Clypeidae 202
Clypeolampadidae 199, 202
Clypeolampas 195, 198, 206
Clypeolus 240-241, **274**
clypeus 13, 27, 158, 204
coarctata (florescens) 281
cojlmarensls **275**
colloti Lambert 1918b : à supprimer (provenance inconnue)
columbaris (voir calvimontana) 272
complanata 244-245, 248-249, **275**
concava 244-245, **275**
conica 240-241, **275**
conica (anceps) 92, 93, 94, 268 ; fig. 78 ; pl. III, fig. 6 ; pl. IX, fig. 8
connectens Bittner 1882 = Rhyncholampas taramelili (Bittner)
Conoclypeus rostratus (voir tatei) 302
Conoclypidae 202, 203
Conoclypina 202
Conoclypus 117, 126, 133, 139, 195
Conoclypus lucentinus 140
conoidea 248-249, **275**, 304
conoidea Lambert (voir wrightl) 304
conoidea (kleini) 287
Conolampas 124, 128, 130, 132, 168, **171**, **186**, 192, 195, 196, 198, 199, 216, 217, 263, 309, 310 ; fig. 134, 135
consolationis (voir aldrichi) 267
constricta (aschersonl) 269
contii 248-249, **275**
Conulus 170, 177, 204
coquandi (beaumonti) 143, 270 ; pl. VII, fig. 2
corioensis Mc Coy *in* Smyth 1874 : nomlnal
corsicanus (plagiosomus (H.)) 308
costata Pomel 1887 : nominal
cotteaul 193, 225, 230-231, **275**
cotteaui (Heteroclypeus) (voir plagiosomus (H.)) 308
crameri 33, 45, 155, 157, 162, 193, 230-231, 239, 257, 258, 259, **275**
crassa 98, 129, 159, 175, 176, 178, 191, 220, 221, 227, 252, **276**
Craterolampas 120, 190, 196, 198
cremai 244-245, **276**
cubensis (hemlsphaerica) 284

Source : MNHN, Paris

curta 230-231, 239, 266, **276**
curta Pomel (voir abreviata) 266
cuvillieri 170, 171, 230-231, **276**
Cylindrolampas 192, 193, 196
Cypholampas 192, 196
cyrenaica (hemisphaerica) 284
Cyrtoma 139
cytherea 252, **276**

D

dacica 248-249, **276**
daguini (voir subsimilis) 301
damesi 230-231, **276**
degregoriol 230-231, **277**
dekini (voir affinis) 266
delbosi (subsimilis) 301
delorenzoi 14, 43, 44, 45, 95, 96, 141, 142, 240-241, **277** ; fig. 5, 27, 28, 81, 106
Dendraster 136, 140
Dendraster excentricus 13
depressa 13, 15, 17, 24, 29, 30, 37, 53, 56, 60, 62, 66, 68, 72, 80, 81, 91, 108, 113, 114, 120, 121, 123, 124, 126, 128, 129, 132, 143, 176, 177, 181, 217, 252, **277**, 289 ; fig. 33, 42
depressa Manzoni (voir manzonii) 289
desertieus (H.) 246-247, 250-251, **306**
deshayesi 16, 17, 22, 170, 171, 178, 187, 195, 248-249, **277**, 304 ; pl. II, fig. 6 ; pl. IX, fig. 10
deshayesii Wright (voir wrighti) 304
deydieri (voir hemisphaerica) 10, 284
Diadema 19
Diadematacea 44, 205
difficilis 240-241, **277**
dilatata 230-231, 266, **277**
dinanensis 18, 226, 248-249, **277**, 279
diomedae (C.) 252, **309**
Disaster 123
discoidea 240-241, 266, **278**
discus 240-241, 244-245, 275, **278**
dispar 240-241, **278**
distefaniana 230-231, **278**
dolifusi 55, 99, 225, 230-231, **278** ; fig. 35
doma (H.), 10, 12, 72, 187, 188, 189, 195, 246-247, 250-251, **306** ; fig. 4
Dorocidaris 19
dorsalis 18, 232-233, **278**
douvillei Cotteau 1889-1894 = **Echinanthus**
dowsoni 232-233, **278**
drunensis (voir scutiformis) 298
dubaleni 232-233, **279**
dumasi 18, 194, 226, 248-249, **279** ; pl. III, fig. 4
duncani 232-233, **279**
duponti 232-233, **279**

E

eberti (voir klcini) 287
Echinanthus 33, 96, 133, 197, 198, 206
Echinanthus issyavensis 256
— ovatus (voir ovata) 197
Echinarachnius 26
Echinobrissidae 202, 205
Echinobrissus 11, 13, 204
Echinobrissus pseudominimus 15, 25, 132, 160
Echinocardium 36, 50, 65, 66, 96, 97, 109
Echinocardium cordatum 167
Echinocorys 46, 128, 139, 148, 185
Echinocorys scutata 171, 173
Echinocyamus 182
Echinocyamus pusillus 254
Echinolampadidae 198, 202, 203, 204, 205, 206, 263
Echinolampas *s. l.* (genre) 84, 86, 101, 167, 188, 190, **196**, 203, 206, 208, 209, 210, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 293 ; fig. 67, 68, 84, 124, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 135
Echinolampas *s. str.* (sous-genre) 126, 130, 186, 187, 190, 195, 265
Ecbinolampas *s. str.* (section) 192

Source : MNHN, Paris

Echinoneidae 204
Echinoneus 43, 164
Echinus 137, 196
Echinus esculentus 138, 139, 159, 160
— melo 139
— miliaris 52, 68, 83, 125 (voir aussi Psammechinus miliaris)
egregyensis (H.) 250-251, **306**
elegans (H.) 250-251, **306**
elegantula = *elongatula*
elevata 248-249, **279**
ellipsoidalis 10, **12**, 193, **222**, 232-233, **279** ; fig. 4
elliptica 232-233, **279**
elongata (voir subcylindrica) **301**
elongata Sanchez Roig (Palaeolampas) (voir marioi) 290
elongata (cuvillieri) 276
elongatula Millet 1854 = Pliolampas
eocenica 232-233, **279**
Eplaster 123
escheri 232-233, **280**
esnehensis 10, 207, 229, **280**
Euechinolampas 192, 196
Eupatagus 258
Eurhodia 33
eurypyga (voir beaumonti) 270
eurysoma 232-233, **280**
exporrecta (kleini) 287

F

falloti (burdigalensis) 20, 21, 272 ; pl. XII, fig. 1, 2
farafrahensis 10, 207, 229, **280**
Faujasiidae 202
Faujasinae 199
fedenni 232-233, **280**
feiranensis 232-233, **280**
Fibularia luciani 258
flexuosa 244-245, **280**
florescens 18, 35, 94, 95, 99,136, 137, 139, **147**, 183, 194, 240-241, **281** ; fig. 20, 80, **100**, 101, pl. V1, fig. 4, 5
forcipulata (alexandri) 267
fraasi 15, **22**, 46, 79, 80, 81, 97, 98, 120, 135, 158, 182, 193, 226, 232-233, 267, **281** ; pl. VIII, fig. 8
francei 244-245, **281**, 283
francei Cotteau (voir heberti) 283
francii Schafhäutl 1863 = *schafhautli*
fuenlesi (H.) 211, 250-251, **306**

G

gahardensis (dinanensis) **277**
galeottiana (voir affinis) 266
Galeropygidae 202, 204, 205
Galeropygus 204, 205
galerus **281**, 296
gambierensis **281**
garcia **281**
gauthieri Cotteau 1880b = Pliolampas
gigantea 17, 47, 157, 239, **281**
gigas 244-245, **282**
gignouxi 232-233, **282**
girundica (burdigalensis) 68, 133, 134, 256, 272 ; fig. 99
Gitolampas 195
Gitolampas fallax 157, 204
Globigerina 129
globulosa 240-241, **282**
globulus 10, 62, 63, 68, 69, 168, 207, 229, 232-233, 239, 258, 263, **282**, 290 ; fig. 44, 53, **136**
goldfussi(kleini) 287
Gongrochanus 139
Goniocidaris 158
goujoni 12, 33, 45, 118, 119, **134**, **144**, **145**, 157, 168, 173, 193, 195, 224, 227, 232-233, 257, 259, **282** ; fig. 4, 108, 110 ; pl. II, fig. 1, 2, 3, 4 ; pl. VII, fig. 3

Source : MNHN, Paris

gracilis (voir calvimontana) 272
greeni 232-233, **282**
grossouvrei 232-233, **282**
guebhardi 244-245, **283**

H

haimei 232-233, **283**
hanguensis 10, 206, 207, 227, 229, 263, **283** ; pl. XII, fig. 3
Hardoulnia 85
hauchecornei (kleini) 287
hayesiana (voir deshayesi) 277
heberti 120, 121, 133, 225, 232-233, 275, **283** ; pl. I, fig. 5, 6, 7
heberti Cotteau 1883 (*non* Cotteau 1862) (voir cotteaui) 275
heinzi 244-245, 248-249, **283**
Hellophora 140
hellei (voir rangi) 296
Hemiaster 69
Hemiasler africanus 119, 160
hemipila (voir angulata) 268
hemisphaerica 10, 36, 70, 128, 139, 153, 154, 162, 179, 181, 191, 193, 211,224, 226, 227, 244-245, 248-249, 270, **283**, 285, 306 ; fig. 21, 126 ; pl. V, fig. 8 ; pl. VII, fig. 7
hemisphaerica Manzoni (voir italica) 285
hemisphaerica (sindensis) 299
hemisphaericus (H.) 127, 250-251, **306**
Heteraster 46
Heteroclypeus 126, 187, 188, 196
beteropora 232-233, **284**
hoffmanni 25, 33, 69, 72, 73, 74, 75, 115, 127, 128, 139, 153, 161, 162, 170, 193, 194, 217, 220, 227, 252, 263, **284** ; fig. 58, 59, 60, 115, 136 ; pl. V, fig. 3 ; pl. VII, fig. 5 ; pl. VIII, fig. 3
Holectypoida 202, 205
holguinensis (H.) 211, 250-251, **306**
hovelacquei 232-233, **284**
humei 10, 39, 63, 68, 69, 87, 207, 229, **284** ; fig. 54
humilis (dacica) 276
hungarica 232-233, **284**, 309
hungaricus (H.) (voir vadaszi (H.)) 309
hydrocephala 239, **284**
Hypopygurus 204
Hypsoclypus 88, 94, 98, 117, 119, 120, 123, 126, 127, 128, 129, 130, 135, 171, 186, **187**, 188, 189, 190, 195, 196, 198, 199, 211, 213, 214, 217, 222, 226, 263, 305, 308 ; fig. 131, 132, 135
Hypsoheteroclypus 187, 188, 190, 196

I

Icosiensis 158, 244-245, **285**
Inaequalis 244-245, 266, **285**
inaequiflos 232-233, **285**
Indica 244-245, **285**
inflata (voir globulus) 282
Inflata (anceps) 268
Infraclypeus thalebensis 128
Insignis 232-233, **285**
insignis Pomel 1887 (*non* Duncan et Sladen) = pomeli
intermedia (voir calvimontana) 272
Isolampas 96, 118, 192, 193, 196, 204
Isomicraster senonensis 162, 173
Istriana 239, **285**
Italica 248-249, **285**

J

jackemonti Hayasaka 1948 = jacquemonti
jacquemonti 225, 226, 227, 244-245, 248-249, **285**
jacquoti (voir cuvillieri) 276
jacquoti 232-233, 279, **286**
jubae (voir algira) 267

Source : MNHN, Paris

junasensis 244-245, **286**
justinae 239, **286**
juvenilis 232-233, **286**

K

kachensis 232-233, **286**
keiensis 35, 164, 167, 169, 171, 175, 252, **286** ; fig. 122
khirtharensis (voir duncani) 279
kleini 38, 48, 69, 75, 76, 90, **178**, **180**, **181**, 182, 194, 220, 222, 240-241, 263, **286** ; fig. 55, 61, 75, 136
koreana 252, **287**
kugleri 240-241, **287**

L

labriel (subsimilis) 301
lagoi 232-233, **287**
lamarmorai (voir barcinensis) 270
lamberti (voir heberti) 283, 305 ; pl. I, fig. 5, 6, 7
lamberti (H.) (voir chocchiai (H.)) 305
latus (H.) 187, 188, 250-251, **307**
laurillardi (voir richardi) 297
laurillardi Airaghi (voir cassinellensis) 273
lecointreae (voir soyei) 299
lehoni 61, 64, 132, 223, 232-233, **287**
lepadiformis 61, 63, 232-233, **287**
lepsiusi 232-233, **287**
lesparrensis 239, **287**
letourneuxi 244-245, 246-247, **287**
leymeriei 10, 12, 39, 58, 59, 60, 62, 64, 66, 67, 82, 84, 87, 93, 99, 120, 141, 160, 176, 177, 178, 234-235, 263, **288** ; fig. 4, 38, 39, 41, 50, 65, 77, 136 ; pl. IV, fig. 2 ; pl. V, fig. 6 ; pl. IX, fig. 7 ; pl. X, fig. 2
llae (H.) 246-247, **307**
libyca 234-235, **288**
Libyolampas 192, 196
linaresi 33, **168**, **171**, 234-235, **288**
linderi (burdigalensis) 272
linkii (voir hemisphaerica) 283
lorioli 248-249, **288**
Lovenechinus 97
lovisatoi 248-249, 272, **288**
lucae (H.) 187, 188, 189, 195, 246-247, **307**
lucentina 11, 12, 240-241, **288** ; fig. 4
luciani 10, 12, 234-235, 271, 285, **288** ; fig. 4
Lucina 258
lucifer (subsimilis) 301
lycopersica 28, 35, 43, 44, 51, 52, 222, 240-241, 244-245, 263, **289**, 293 ; fig. 15, 31, 32, 136
lycopolitana 234-235, **289**

M

macphersoni 234-235, **289**
Macrolampas 190, **191**, 192, 195, 196
macrostoma 18, 207, 229, 234-235, **289**
madurae, madurensis (voir elevata) 279
malayana (C.) 252, **309**
manzoni 244-245, 248-249, 273, **289**
marcaisi Lambert 1937 : à supprimer (indéterminable)
maresi 242-243, **289**
marioi, **nov. nom.**, 234-235, **289**
matheroni (voir caivimontana) 272
matheroni Abich 1882 (*non* Desmoulins) : très mal connu
maltseeensis 234-235, **290**
mazzettii de Angelis d'Ossat 1897 : à supprimer (*non* Echinolampas)
maxima (hemisphaerica) (voir barcinensis) 10, 270, 284
mediana 48, 234-235, **290**
medulensis (ovalis) 293
melitensis (H.) 17, 250-251, **307**
menchikoffi 155, 207, 229, **290**

Source : MNHN, Paris

meridionalis (ampla) 268
Merolampas 192, 196
meslei 252, 276, **290**
mestrei 242-243, **290**
mexicana 240-241, **290**
Micraster 123, 148, 162, 173
Micraster coranguinum 172, 173
Microlampas 198, **200**, 206
Microlampas conicus 200
Microsoma 200
migiurtina (voir fraasi) 281
migliorinii 234-235, **290**
migliorinii Checchia-Rispoli (voir fraasi) 281
miniehensis 234-235, **291**
minor (globulus) 282
Miolampas 123, 192, 196
moelehensis 239, **291**
Moeritherium 258
mokattamensis 234-235, **291**
montesiensis (H.) 72, 127, 246-247, 250-251, **307**
montevialensis 185, 186, 210-241, **291**, 295
montevialensis Oppenheim (voir posagnensis) 295
morgadesi 234-235, **291**
morgani 240-241, **291**
moronensis 240-241, **291**
munozi 242-243, **291**
murrayana (C.) 252, **309**

N

Neolampadidae 202, 203
Neolampadina 202
Neolampas 158
neuvillei (voir jacquoti) 286
nevianii (H.) 250-251, **307**
nicaisei (suicata) 18, 140, 302
noduiosa (anguiata) 139, 140, 146, 268 ; pi. V1, fig. 1
Notolampas 158
novaehollandiae (Progonolampas) (voir posterocrassa) 295
Nucleolitidae 202, 204, 205
Nucleolitoida 202, 204
nucieus 10, 12, 57, 58, 66, 67, 182, 239, 263, **292** ; fig. 4, 36, 52, 136
nuevilasensis (voir clevei) 274
nummulitica 226, 234-235, **292**

O

obesa (voir curta) 276, 279
obesa Duncan et Siaden (voir duncani) 279
oblonga (stefaniini) 308
Oeldolampas 192, 196
oligocena 187, 240-241, **292**
Oligopodia 158, 258
Oligopodia epigonus 158
Oligopygidae 200, 202
Oligopygus 35, 200, 204
oliverai 135, 244-245, **292**
omanensis 234-235, **292**
Opissaster 140
oppenheimi **292**
oranensis (C.) 24, 171, 178, 186, 187, 188, 194, 195, 211, 250-251, **309** ; pl. XI, fig. 1, 2, 3
orbignyi (voir hoffmanni) 284
orcagnana 240-241, **292**
orientalis (voir ovata) 293
oriebari 244-245, 248-249, **292**
osiris 119, 234-235, **292**
Ostrea multicostata 257, 258
ottellii 293
ovalis 21, 22, 25, 133, 139, 160, 175, 234-235, 239, 263, **293** ; fig. 10, 14, 119, 125, 136 ; pl. VI, fig. 3

Source : MNHN, Paris

ovata 22, 31, 83, 91, 92, 113, 114, 115, 163, 196, 197, 206, 225, 227, 244-245, 252, 254, 286, **293** ; fig. 76
oviclypeiformis Lörenthey 1898 : nominal
oviformis (voir ovata) 140, 197, 206, 286, 293
oviformis Agassiz (voir keiensis) 286
ovulum (voir gamblerensis) 281
ovumserpentis Guppy 1866 = Pauropygus

P

Palaeolampas 33, 46, 98, 119, 135, 190, **191**, 192, 195, 196, 199
Palaeotropus 66
Paracentrotus lividus 19, 253
paraensis 222, 244-245, **293**
paragoga 240-241, **293**
Parapygus 198, 201, 204, 206
parmularia 244-245, 248-249, **293**
parolinii 240-241, **293**
paronai 248-249, **294**
parvula 10, 207, 229, **294**
percrassa 250-251, **294**
peroni 248-249, **294**
perrieri 234-235, 239, 273, **294**
perrieri des auteurs (voir cherichirensis) 273
peyroti (voir cotteaui) 275
pharaonum 234-235, **294**
Phyllobrissus floridus 144
pignatarii (H.), 127, 128, 250-251, 306, **307**
pignatarii Stefanini (voir melitensis (H.)) 307
Pisolampas 158
placenta 240-241, 244-245, **294**
Plagiochasma 93
Plagiopygus daradensis (voir anceps) 134, 268
plagiosomus (H.) 89, 90, 187, 188, 189, 190, **191**, 195, 246-247, 250-251, 263, **307**, 308; fig. 73, 136
plagiosomus Laube (Conoclypus) (voir subpentagonalis (H.)) 308
Planilampas 168, **186**, **187**, 195, 196, 198, 263, 300
planipetala (anceps) 268
planulata (kleini) 287
platela 236-237, **294**
Pleslechinus 128, 204, 205
plesiobathystoma 240-241, **295**
Plesiolampas 97, 192, 198, 199, 200, 205, 206, 263
Plesiolampas elongata 200
Plesiolampinae 198
Pliolampadidae 202
Pliolampas 133, 161
polita 10, 12, 14, 48, 99, 113, 141, 176, 239, **295** ; fig. 4, 6 ; pl. 1, fig. 1, 2, 3
Politolampas 192, 196
polygona Pomel 1887 : nominal
pomeli (voir hemisphaerica) 284
ponsoti (H.) Pomel 1885-1887 ; nominal
posagnensis 239, **295**
posterocrassa 240-241, 291, **295**
posterolata 240-241, **295**
pouyannel (H.) 211, 252, **308**
praecedens 284, **295**
praedensa 234-235, **295**
Procassidulus malayanus 66
Progonolampas 25, 185, 196
Progonolampas candeli (voir deshayesi) 277
prostoma 207, 229, **295**
protaeus 239, **296**
Protolampas 133, **199**, 204, 206
Protolampas arnaudi : voir arnaudi
prunus **296**
Psammechinus sp. 258
Psammechinus millaris 157 (voir aussi Echinus millaris)
Psammolampas 170, 192, 196
pseudoangulata 244-245, **296**

Source : MNHN, Paris

Pseudopygaulus 45
pulvinata Desor 1853 = Pygaulus desmoulinsi
Pygaster 44, 47, **128**, 204, 205
Pygaster semisulcatus 44
Pygasteroida 205
Pygastrides relictus (voir sigsbei), 29, 61, 80, 81, 125, **126**, 132, **176**, **177**, 182, 310 ; fig. 43, **97**
Pygaulus heberti (voir heberti) 121, **133**, 283
Pygmaeocidaris **144**
Pygorbynchus 204
pyguroides 244-245, **296**
Pygurus 27, 84, 197, 198, 204
Pygurus cilicicus (voir ampla) 268
pyramidalis 244-245, 248-249, **296**

Q

quenstedti (voir polita) 295

R

radakensis 240-241, **296**
rangi 12, 17, 18, 19, 23, 24, 26, 42, 59, 62, 70, 72, 99, 100, 102, **104**, 106, 108, **109**, 110, **112**, 115, 116, 124, 128, 129, 131, 150, 151, 152, 153, 162, 163, 164, 165, 167, 169, 170, 175, 179, 183, 193, 194, 201, 220, 252, 253, 263, **296** ; fig. 11, 56, 82, 83, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 92, **113**, 114, 120, 121, 136 ; pl. IV, fig. 1, 5 ; pl. IX, fig. 1, 2 ; pl. X, fig. 3
raulini 120, **297**
raymondi (voir scutiformis) 298
rhodensis (hemisphaerica) 283, 303
rhodiensis (voir venzoi) 303
Rhyncholampas 22, 28, 29, 62, 65, 98, 112, 118, 134, 135, 147, 152, 154, 156, 160, 172, 198, 200, 206, 223
Rhyncholampas pacifica 24, 26, 65, 79, 81, **121**, 132, 141, 148, **149**, 154, 156, 160, **161**, 169, 172, 176, 254, 260 ; fig. 48, 49, **111**
— sindensis **135**, 269
— taramellii 332
richardi 10, 12, 18, 153, 162, 244-245, **297** ; fig. 4
rogeri 59, 64, 94, 121, 123, 124, 130, **171**, 234-235, **297** ; fig. 93 ; pl. V, fig. 2
rojanensis (subcylindrica) 301
rollandi 242-243, **297**
rombeilipsoidalis 236-237, **297**
rostrata 234-235, **297**
Rotula 36
rotunda 234-235, **297**

S

sanchezi 242-243, **297**
sandiegensis 34, 99, 120, 141, 234-235, 274, **298** ; fig. 104
sanmicheli 248-249, **298**
santaclarae 242-243, **298**
sarasini (voir ventiensis) 303
sardiniensis 248-249, **298**
savini 194, 246-247, **298**
sayni (hemispbaerica) 284
schafhautli Lambert 1913 : à supprimer
Schizaster 140, **146**, 257
Schizaster meslei 257
schlotheimi (voir polita) 295
scurellensis 242-243, **298**
Scutella 139
Scuteliaster 139, 140
scutiformis 18, 39, 40, 43, 65, 87, 89, 94, 181, 246-247, 248-249, 258, 259, 263, 295, **298** ; fig. 25, 71, 136 ; pl. II, fig. 8
scutiformis Wright (voir posterolata) 295
Scutolampas 187, 188, 192, 196
semiglobus (H.) 10, 88, 89, 98, 122, 125, 126, 127, 128, 139, 171, 173, 176, 178, 186, 187, 188, 189, 195, 250-251, 263, **308** ; fig. 94, 95, 96, 136 ; pl. V, fig. 7 ; pl. VII, fig. 6 ; pl. X, fig. 4
semiorbis 194, 222, 224, 242-243, 246-247, 274, **298**

Source : MNHN, Paris

sibogae (alexandri) 267
sigsbei (C.) 17, 19, 23, 24, 29, 37, 42, 53, 55, 56, 60, 61, 62, 63, 66, 67, 68, 72, 80, 81, 98, 112, 119, 120, 121, 123, 124, 125, 126, 128, 130, 132, 148, 176, 177, 181, 186, 187, 252, 277, **310** ; fig. 43, 97
silensis 34, 37, 38, 41, 42, 58, 59, 60, 62, 64, 65, 66, 67, 81, 97, 120, 121, 234-235, **299** ; fig. 18, 19, 37, 40, 51, 64 ; pl. III, fig. 7, 8
similis Agassiz 1840 = calvimontana
simulis Cotteau (voir burdigalensis) 48, 272
sindensis 234-235, **299**
Sismondia 258
sladeni 242-243, **299**
soumatensis 248-249, **299**
soyei 18, 128, 154, 155, 162, 165, 226, 248-249, **299** ; fig. 9, 116 ; pl. II, fig. 7, 9 ; pl. IX, fig. 4, 5
sp. (junior), de la série de Kirthar 34
sp., du Lutétien du Bassin de Paris, 91 ; pl. XII, fig. 7
sp., du Lutétien d'Angola 236-237, **265**
sp., du Miocène inférieur des Mariannes, 246-247, **265**
sp., du Miocène moyen de Gozo 72
sp., du Miocène de Corse, 95, 96, 97, 141, 142, 170, 171, 175 ; fig. 79, 105
sp. (?), du Pliocène de Californie 223
sp. (H.), du Miocène de Palazzo 89, 90 ; fig. 74
spanoi (voir barcinensis) 270
Spatangue indéterminé 149 ; fig. 112
Spatangus 123, 129, 167
Spatangus purpureus 46, 147, 254
— raschi 173
sphaeroidalis 246-247, **299**
Sphelatus 190, 196, 287
stefaninii (H.) 250-251, 304, **308**
stefaninii Lambert (voir wrighti) 304
Stegaster novoi 97
stellifera 11, 13, 16, 17, 18, 23, 26, 30, 31, 32, 39, 41, 43, 44, 65, 72, 77, 78, 115, 127, 133, 138, 155, 158, 172, 174, 180, 181, 234-235, 256, 257, 259, **299** ; fig. 3*bis*, 13, 16, 17, 24, 62; pl. VII, fig. 4 ; pl. VIII, fig. 2
sternopetala 131, 134, 164, 170, 177, 180, 183, 186, 187, 221, 227, 252, **300** ; fig. 123
Stigmatopygus 161
Stomechinus 136
stoppaniana (voir subcylindrica) 301
Strombus bubonius 220
strongyla **300**
Strongylocentrotus intermedius 253
— drocbachiensis 253
studeri 234-235, **300**
Studeria 161
subacuta Desor 1853 = Plesiolampas declivis Lambert 1927
subaffinis 239, 242-243, **300**
subangulata 274, **300**
subangulata Pomel (voir clypeolus) 274
subconica 234-235, **300**
subconoidea 250-251, **300**
subcylindrica 183, 193, 234-235, 288, **300**
subdorsata (voir dorsalis) 278
subelliptica 242-243, **301**
subhemisphaerica (voir hemisphaerica) 284
subhemisphaerica (kleini) 287
subnucleus 234-235, **301**
subpentagonalis (H.) 189, 250-251, **308**
subpyguroides (floreseens) 281
subquadrangulata (voir angulata) 268
subquadrata 242-243, **301**
subrostrata 211, 220, 226, 227, 252, **301**
subsimilis 117, 242-243, **301** ; pl. I, fig. 4
subsimilis Noetling 219, 239, 301
suessi 224, 234-235, **301**
sulcata 137, 138, 139, 140, 183, 194, 242-243, **302** ; fig. 102, 103 ; pl. VI, fig. 2, 6
sumatrana 252, **302**

Source : MNHN, Paris

T

tagliaferroi 140, 246-247, **302**
tanofrei (africana) 266
tatei 250-251, **302**
tenuipetala 242-243, **302**
Tetracidaris reynesi 143
Thagastea wetterlei 257
Thersitea 257
thieryi Lambert 1912 = Rhyncholampas
thomasi 246-247, **302**
Thylechinus pegoti 257
— said 157
torrensi 242-243, **302**
touzini (subsimilis) **117**, 301 ; pl. 1, fig. 4
Toxaster 118
transsylvanica 250-251, **302**
Trematopygus 93
tumida 242-243, **303**
tumidopetala 236-237, **303**
Turritella 258

U

ugolinii (H.) 250-251, **308**
umbella 242-243, 303

V

vadaszi (H.), **nov. nom.**, 250-251, **309**
valettei 10, 39, 62, 63, 68, 75, 207, 229, 263, **303** ; fig. 45, 136 ; pl. **III**, **fig. 1, 2, 3, 5**
varasensis Lambert 1918b : à supprimer
ventiensis 239, **303**
venzoi, **nov. nom.**, 236-237, **303**
veronensis 236-237, **303**
vicaryi 236-237, **303**
vicinoconoideus (H.) 250-251, **309**
vidali 11, 12, 22, 97, 140, 236-237, **304** ; fig. 1
vilanovai 242-243, **304**
visedoi **304**
Vologesia 199, 206
Vologesia acuta 199

W

westraliensis 246-247, **304**
wiedenmayeri (H.) 211, 250-251, **309**
woodae 252, **304**
woodringi 33, 224, 246-247, 250-251, **304**
wrighti 250-251, **304**
wynnei 246-247, **304**

Y

yoshiwarai 224, 250-251, **305**

Z

zanoni 242-243, **305**
zeltensis 246-247, **305**
zignoi 239, **305**
zlatarskii 239, **305**
zovizzana 242-243, **305**

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES *ECHINOLAMPAS*

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

Fig. 1. — *E. polita* (Lmk), (?) Priabonien, Sienne (Toscane) (coll. Muséum, Paléont.). Holotype. — Face apicale (×1).

Fig. 2. — *E. polita*, même exemplaire. — Face orale (×1).

Fig. 3. — *E. polita*, même exemplaire. — Profil droit (×1).

Fig. 4. — *E. subsimilis touzini* Cotteau, Sannoisien, Le Meynieu, près Vertheuil (Gironde) (coll. Musée d'Histoire Naturelle de Bordeaux). Cotype. — Face apicale (×1).

Fig. 5. — *E. heberti* (Cotteau), Lutétien, Fresville (Manche) (coll. Lambert). Holotype d'*E. lamberti* Cotteau. — Face apicale (×1).

Fig. 6. — *E. heberti*, même exemplaire. — Profil gauche (×1).

Fig. 7. — *E. heberti*, même exemplaire. — Face orale (×1).

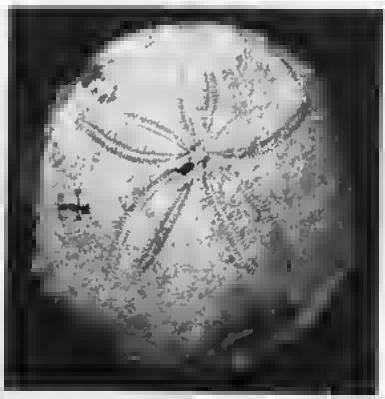
(Clichés J. Roman et Service Photo Géologie Ecole Normale Supérieure.)

Source : MNHN, Paris

1

2

3



4

5

6

7

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES ECHINOLAMPAS

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

FIG. 1. — *E. goujoni* Pomel, Lutetien, Trozza (Tunisie) (coll. Muséum, Paléont.). — Face apicale (×1).

FIG. 2. — *E. goujoni*, même exemplaire. — Face orale (×1).

FIG. 3. — *E. goujoni*, même exemplaire. — Face postérieure (×1).

FIG. 4. — *E. goujoni*, même exemplaire. — Profil gauche (×1).

FIG. 5. — *E. burdigalensis* Ag., Lutetien supérieur, Blaye (Carrière de l'Octroi) (Gironde) (coll. J. R.). — Apophyse apicale isolée (×5).

FIG. 6. — *E. deshayesi* Desor, Tortonien, Oran (carrière Theus) (Algérie) (coll. Muséum, Paléont.). — Région de l'apex (×5).

FIG. 7. — *E. cf. soyei* Seunes, Helvétien, Noyant (Maine-et-Loire) (coll. Muséum, Paléont.). — Apophyse apicale (vue à travers le péristome) (×5) (comparer avec la fig. texte 9).

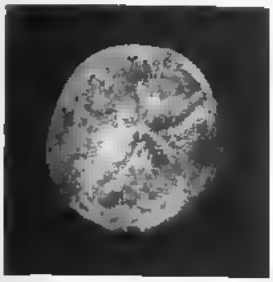
FIG. 8. — *E. scutiformis* Desml., Burdigalien, Clansayes (Drôme) (coll. Muséum, Paléont.). — Région de l'apex (thèque partiellement enlevée) (×4).

FIG. 9. — *E. soyei* Seunes, Helvétien, Doué-la-Fontaine (Maine-et-Loire) (coll. G. Lecointre). — Région de l'apex, vue par la face interne (×5).

N. B. — En raison des nécessités techniques de la mise en page, cette planche a dû être réduite à environ 0,94 de ce qui avait été prévu initialement. En conséquence, les grossissements indiqués sont à multiplier par 0,94.

(Clichés D. Serrette et Service Photo Géologie École Normale Supérieure.)

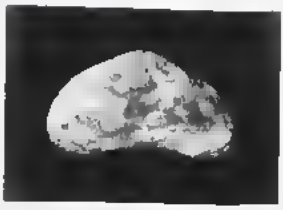
Source : MNHN, Paris



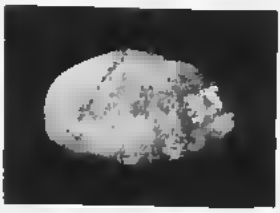
1

2

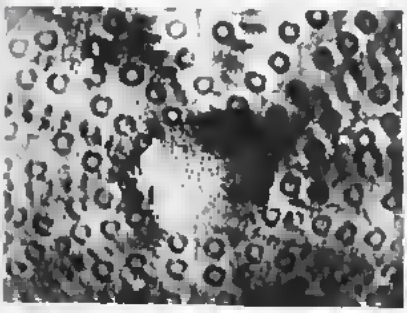
5



3



4



6

7

8

9

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES ECHINOLAMPAS

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

Fig. 1. — *E. valettei* Lambert, Yprésien, Province de Tuléar (Madagascar) (coll. Muséum, Paléont.). — Face apicale (×1).

Fig. 2. — *E. valettei*, même exemplaire. — Face orale (×1).

Fig. 3. — *E. valettei*, même exemplaire. — Profil gauche (×1).

Fig. 4. — *E. dumasi* Cotteau, Helvétien, (?) Anjou (coll. Muséum, Paléont.). — Région de l'apex, moulage de la face interne de la thèque. (×2)

Fig. 5. — *E. valettei*, même exemplaire que fig. 1-3. — Région du péristome (×5).

Fig. 6. — *E. anceps conica* Tessier, Lutétien, Pougnar (Sénégal) (coll. Gorodiski). — Ambulacre III, phyllode (×10).

Fig. 7. — *E. silensis* Desor, Lutétien, Callosa (province d'Alicante) (Espagne) (coll. Cotteau). — Ambulacre IV, phyllode (×10) (comparer avec la fig. texte 64).

Fig. 8. — *E. silensis* Desor, Lutétien, Callosa (province d'Alicante) (Espagne) (coll. Cotteau). — Pétale II (× 10) (comparer avec la fig. texte 18).

Fig. 9. — *E. barcinensis* Lambert, Helvétien, Syrie (coll. Muséum, Paléont.). — Ambulacre I, région du phyllode (×3) (comparer avec la fig. texte 30).

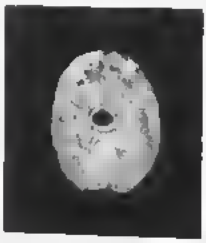
Fig. 10. — *E. blaviensis* Cotteau, Lutétien, Blaye (Gironde) (coll. Muséum, Paléont.). — Région du péristome et des phyllodes (×2).

N. B. — Même remarque qu'à la planche II : les grossissements indiqués sont à multiplier par 0,94.

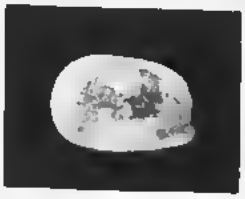
(Clichés D. Serrette et Service Photo Géologie École Normale Supérieure.)

Source : MNHN, Paris

1

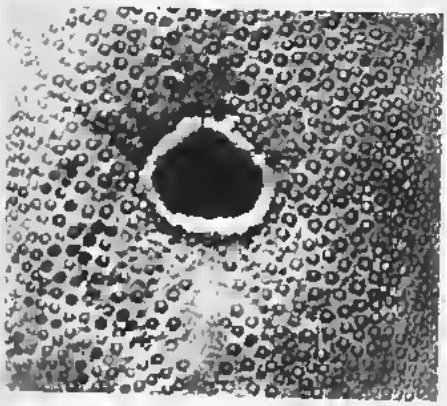


2



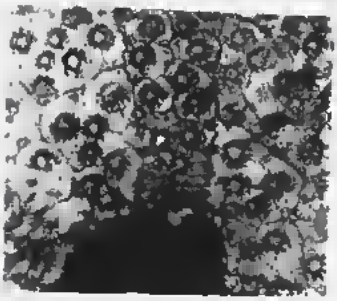
3

4

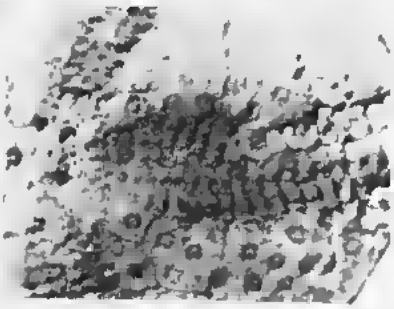


5

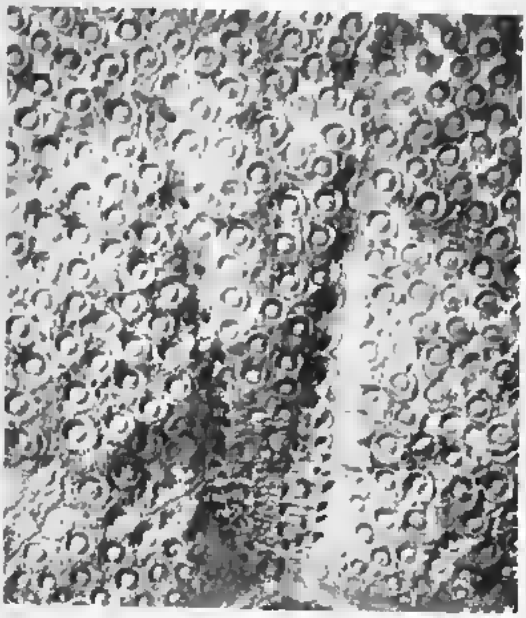
6



7

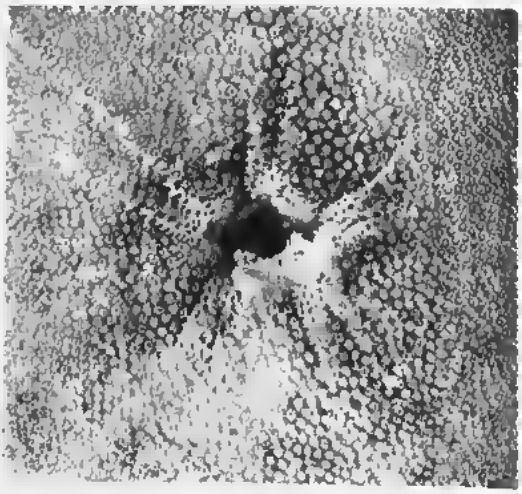


8



9

10



MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES ECHINOLAMPAS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV

Fig. 1. — *E. rangi* Desml., actuel, provenance inconnue (coll. Muséum, Paléont.). — Face interne de la thèque, colonnes de plaques 2a et IIb (plaques 46 à 53) ; traces des mésentères (×7).

Fig. 2. — *E. leymeriei* Cotteau, Lutétien, Monze (Aude) (coll. Lambert). — Région du péristome, paroi du goulot péristomal, montrant les pores buccaux (×20) (comparer avec la fig. texte 39).

Fig. 3. — *E. barcinensis* Lambert, Helvétien, Syrie (coll. Muséum, Paléont.). — Ambulacre III, extrémité du pétale et début de la région intermédiaire, montrant les canaux podiaux (×2,5).

Fig. 4. — *E. barcinensis*, même exemplaire. — Ambulacre IV, extrémité du pétale et début de la région intermédiaire, *idem* (×2,5).

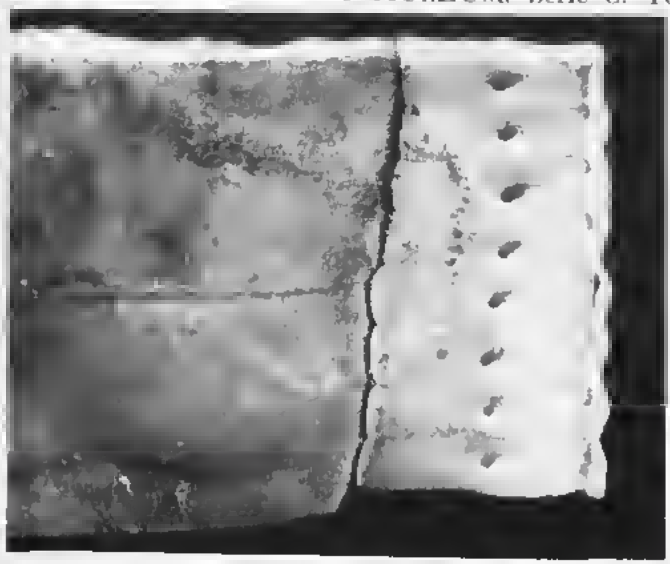
Fig. 5. — *E. rangi*, exemplaire de la fig.1. — Plaques ambulacraires IIa 31 et 32, vues par la face interne (×7) (comparer avec la fig. texte 88).

Fig. 6. — *E. blaviensis* Cotteau, Lutétien supérieur, Blaye (Gironde) (coll. Muséum, Paléont.). — Face interne de la thèque, interambulacres 2 et 3, ambulacre III ; déviation des lignes de pores (×2).

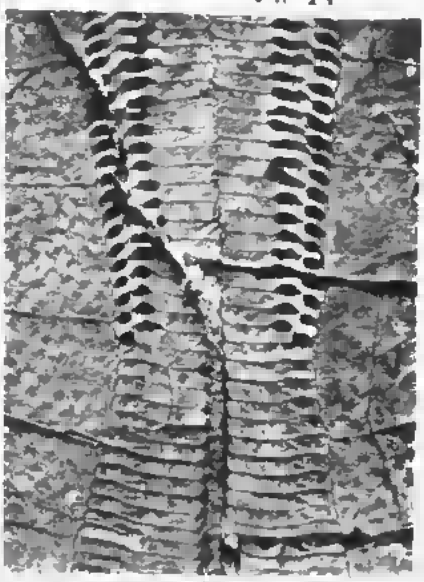
N. B. — Même remarque qu'à la planche II : les grossissements indiqués sont à multiplier par 0,94.

(Clichés D. Serrette et Service Photo Géologie École Normale Supérieure.)

Source : MNHN, Paris

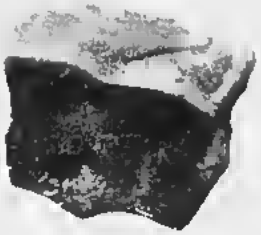


1



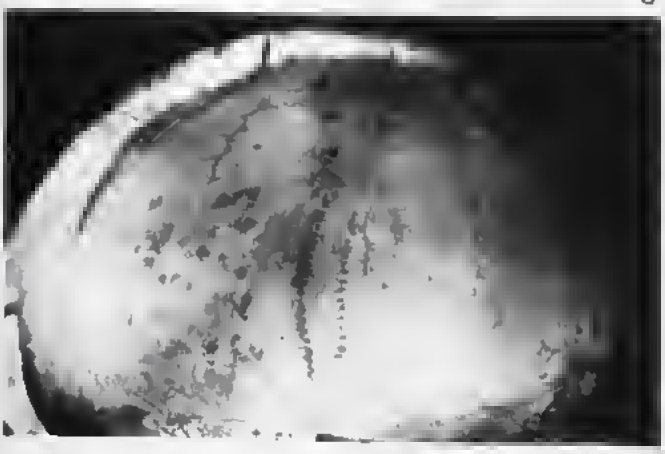
3

2



5

4



6

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES ECHINOLAMPAS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE V

Fig. 1. — *E. blaviensis* Cotteau, Lutétien, Blaye (Gironde) (coll. Muséum, Paléont.). — Région péristomale, vue par la face interne, montrant l'absence de ceinture pérignathique (×2).

Fig. 2. — *E. rogeri* Tessier, Lutétien, Magniagn (Sénégal) (coll. Tessier). — Région péristomale, montrant la membrane péristomienne (×4) (comparer avec la fig. texte 93).

Fig. 3. — *E. hoffmanni* Desor, Quaternaire ancien, Rhodes (coll. d'Orbigny). — Région péristomale, face interne, interambulacres 2 et 3, ambulacre III ; vestiges d'auricules (×2).

Fig. 4. — *E. burdigalensis* Ag., Lutétien, Couquèques (Gironde) (coll. J. R.). — Face orale, thèque usée, montrant les limites des plaques (×1).

Fig. 5. — *E. cf. anceps* Lambert, Lutétien, Bariker (Sénégal) (coll. Gorodiski). — Face orale (×2).

Fig. 6. — *E. leymeriei*, exemplaire de la pl. IV, fig. 2. — Région péristomale (×5).

Fig. 7. — *E.* (*Hypsoclypus*) *semiglobus* (Lmk), Helvétien, (?) Landes (coll. Muséum, Paléont.). — Section polie à travers le péristome, à peu près suivant 5-III montrant un vestige d'auricule (×1,5) (comparer avec la fig. texte 95).

Fig. 8. — *E. cf. hemisphaerica* (Lmk), Miocène, provenance inconnue (coll. Muséum, Paléont.). — Région péristomale, montrant des vestiges d'auricules (×2).

N. B. — Même remarque qu'à la planche II : les grossissements indiqués sont à multiplier par 0,94.

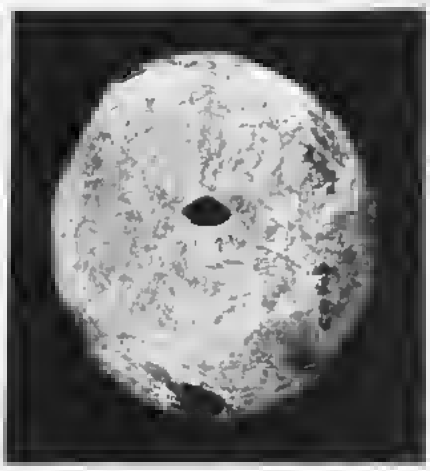
(Clichés D. Serrette et Service Photo Géologie École Normale Supérieure.)

Source : MNHN, Paris

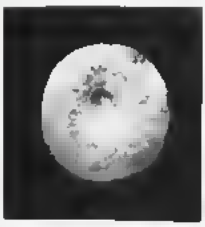
1

2

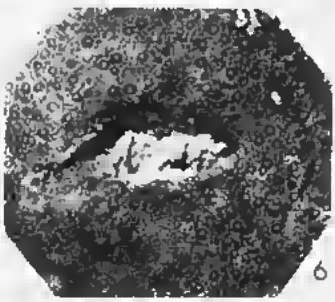
3



4

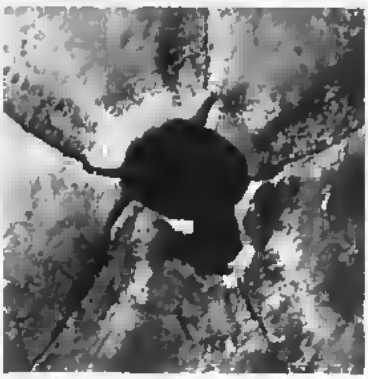


5



6

7



8

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES ECHINOLAMPAS

BIBL. DU MUSÉUM

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI

Fig. 1. — *E. angulata nodulosa* Lambert, Burdigalien, Kalaat el Koseir (Syrie) (coll. Muséum, Paléont.). — Face orale (×1).

Fig. 2. — *E. sulcata* Pomel, Oligocène, Kef Irhoud (Algérie) (coll. Lambert). Exemplaire figuré par Cotteau (1889-1894). — Face apicale ; remarquer les pétales déprimés, notamment le latéral gauche (×1).

Fig. 3. — *E. ovalis* (Bory de Saint-Vincent), Priabonien, Vertheuil (coll. Lambert). — Face orale ; périprocte rond (×1).

Fig. 4. — *E. florescens* Pomel, Oligocène, Kef Irhoud (Algérie) (coll. Lambert). — Vue de trois-quarts arrière gauche ; zones de croissance (×1,5).

Fig. 5. — *E. florescens*, même exemplaire. — Face orale, *idem* (×1,5) (comparer avec la fig. texte 100).

Fig. 6. — *E. sulcata* Pomel, Oligocène, (?) Kef Irhoud (Algérie) (coll. Muséum, Paléont.). — Profil droit ; zones de croissance (×2) (comparer avec la fig. texte 102).

N. B. — Même remarque qu'à la planche II : les grossissements indiqués sont à multiplier par 0,94.

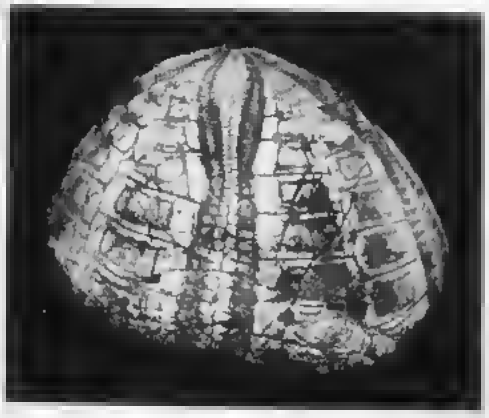
(Clichés Service Photo Géologie École Normale Supérieure.)

Source : MNHN, Paris

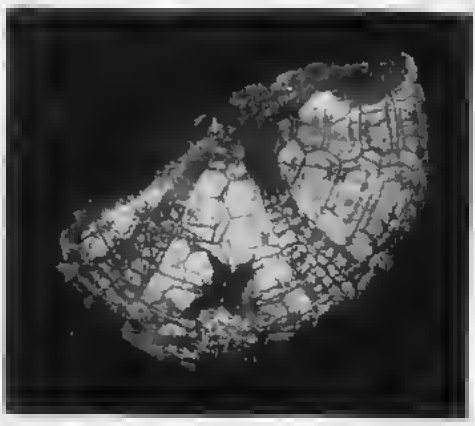
1

2

3



4



5

6

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES ECHINOLAMPAS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

Fig. 1. — *E. barcinensis* Lambert, Helvétien, Syrie (coll. Muséum, Paléont.). — Région péristomale (× 1) (comparer avec la fig. texte 107).

Fig. 2. — *E. beaumonti coquandi* Cotteau, Priabonien, (?) Vicentin (coll. Muséum, Paléont.). — Interambulacre 3, colonne a, région de l'ambitus ; plaque composée (× 5).

Fig. 3. — *E. goujoni* Pomel, Lutétien, Cherichira (Tunisie) (coll. Muséum, Paléont.). — Interambulacre 5, région du plastron (× 10) (comparer avec la fig. texte 110).

Fig. 4. — *E. stellifera* (Lmk), Lutétien, Blaye (carrière de la Citadelle) (Gironde) (coll. J. R.). — Interambulacre postérieur, vu par la face interne, montrant des dépressions symétriques (× 1,5).

Fig. 5. — *E. hoffmonni*, exemplaire de la pl. V, fig. 3. — Interambulacre 4, vu par la face interne ; traces des mésentères (× 1,5).

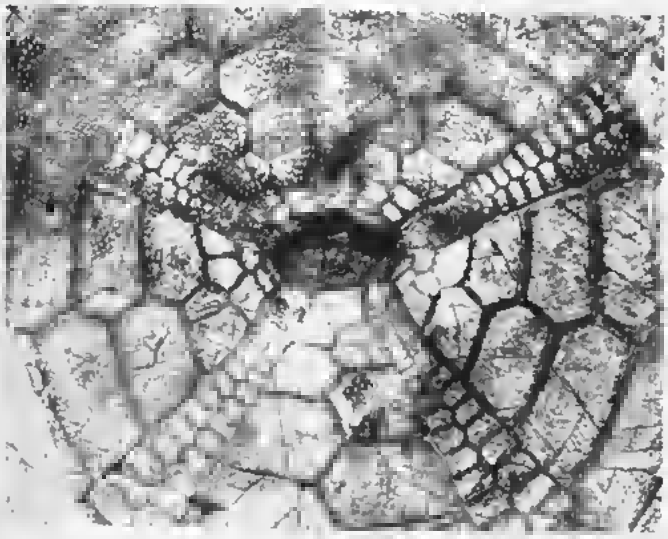
Fig. 6. — *E. (Hypsoclypus) semiglobus* (Lmk), Helvétien, (?) Landes (coll. Muséum, Paléont.). — Face orale, vue partielle ; zones de croissance (× 1).

Fig. 7. — *E. hemisphaerica* (Lmk), Miocène, provenance inconnue (coll. Muséum, Paléont.). — Ambulacre I, extrémité de la région pétaloïde et début de la région intermédiaire, vu par la face interne, montrant des saillies en rapport avec les mésentères (× 2).

N. B. — Même remarque qu'à la planche II : les grossissements indiqués sont à multiplier par 0,94.

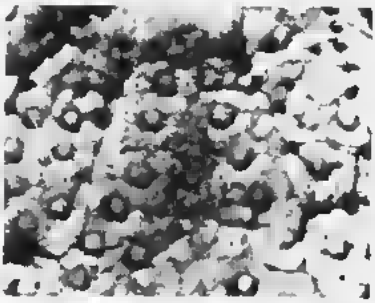
(Clichés D. Serrette et Service Photo Géologie École Normale Supérieure.)

Source : MNHN, Paris



1

2

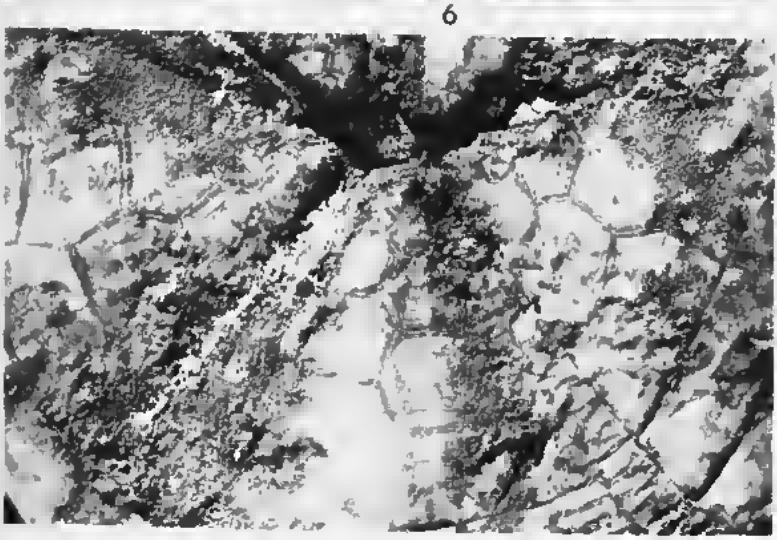


3

4

5

6



7

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES ECHINOLAMPAS

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII

Fig. 1. — *E. burdigalensis* Ag., Lutétien, Blaye (Gironde) (coll. Muséum, Paléont.). — Face postérieure, vue par la face interne ; lignes mésentériques rectales, avec une nodosité asymétrique (×1,5).

Fig. 2. — *E. stellifera*, exemplaire de la pl. VII, fig. 4. — Interambulacre 4, vu par la face interne ; traces du mésentère stomacal (×2).

Fig. 3. — *E. hoffmanni*, exemplaire de la pl. V, fig. 3. — Face apicale, moulage de la face interne de la thèque, montrant des traces de mésentères (×1).

Fig. 4. — *E. appendiculata* Emmons, Eocène moyen, Wilmington (Caroline du Nord) (coll. J. R.). — Région de l'apex (×5).

Fig. 5. — *E. appendiculata* Emmons, Eocène moyen, Wilmington (Caroline du Nord) (coll. J. R.). — Région de l'apex (×5).

Fig. 6. — *E. burdigalensis* Ag., Lutétien, Couquèques (Gironde) (coll. J. R.). — Région de l'apex (×5).

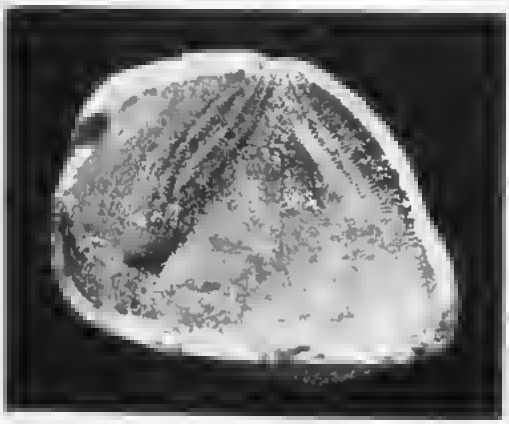
Fig. 7. — *E. burdigalensis* Ag., Lutétien, Couquèques (Gironde) (coll. J. R.). — Région de l'apex (×5).

Fig. 8. — *E. fraasi* de Loriol, Eocène moyen, Mokattam (Egypte) (coll. Muséum, Paléont.). — Appareil apical (×5).

N. B. — Même remarque qu'à la planche II : les grossissements indiqués sont à multiplier par 0,94.

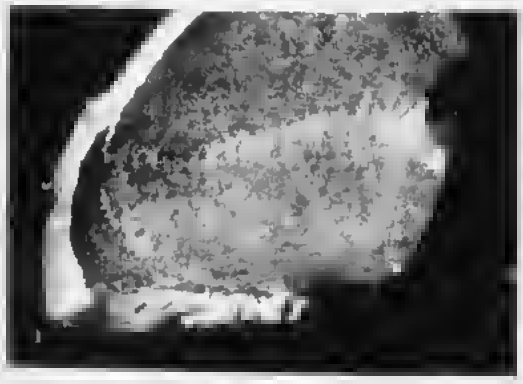
(Clichés D. Serrette et Service Photo Géologie École Normale Supérieure.)

Source : MNHN, Paris



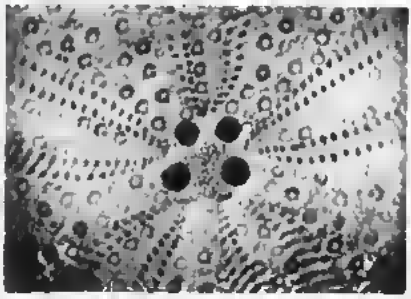
1

3

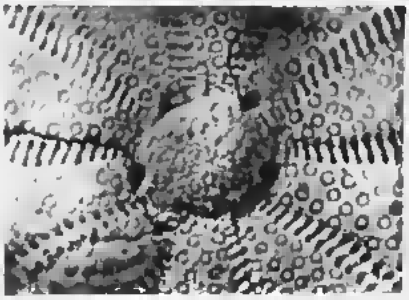


2

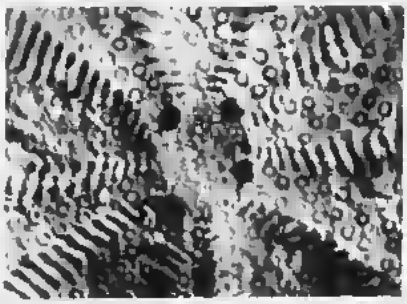
4



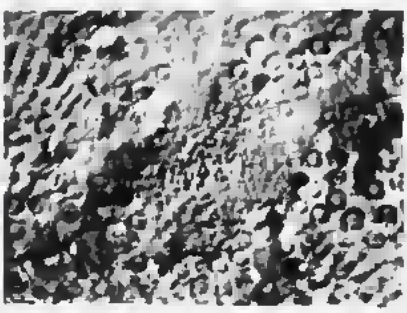
5



6



7



8

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES ECHINOLAMPAS

BIBL DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

Fig. I. — *E. rangi* Desml., actuel, côte du Cameroun (coll. J. R.). — radiole de la face apicale (×25).

Fig. 2. — *E. rangi*, même exemplaire. — Radiole de la face orale (extrémité distale brisée) (×25).

Fig. 3. — *E. calvimontana* (Klein), Lutétien, Bassin de Paris (coll. Muséum, Paléont.). — Radiole (×25).

Fig. 4. — *E. cf. soyei*, exemplaire de la pl. II, fig. 7. — Radiole (×10).

Fig. 5. — *E. cf. soyei*, même exemplaire. — Radiole (×10).

Fig. 6. — *E. blaviensis* Cotteau, Lutétien, Blaye (carrière de la Citadelle) (Gironde) (coll. J. R.). — Face orale, groupe de radioles adhérents à la thèque, sur l'ambulacre V (×5).

Fig. 7. — *E. leymeriei*, exemplaire de la pl. IV, fig. 2, et de la pl. V, fig. 6. — Région de la zone sternale ; détail de la vestiture (×10).

Fig. 8. — *E. anceps conica*, exemplaire de la pl. III, fig. 6. — Face orale, ambulacre impair et interambulacres adjacents ; détail de la vestiture (×5) (comparer avec la fig. texte 78).

Fig. 9. — *E. appendiculata*, exemplaire de la pl. VIII, fig. 5. — Face apicale, interambulacre 1, suture médiane ; détail de la vestiture (×10).

Fig. 10. — *E. deshayesi*, exemplaire de la pl. II, fig. 6. — Face apicale, zone porifère IIIa et interambulacre adjacent, vue partielle ; détail de la vestiture (épistroma) (×10).

N. B. — Même remarque qu'à la planche II : les grossissements indiqués sont à multiplier par 0,94.

(Clichés D. Serrette et Service Photo Géologie École Normale Supérieure.)

Source : MNHN, Paris

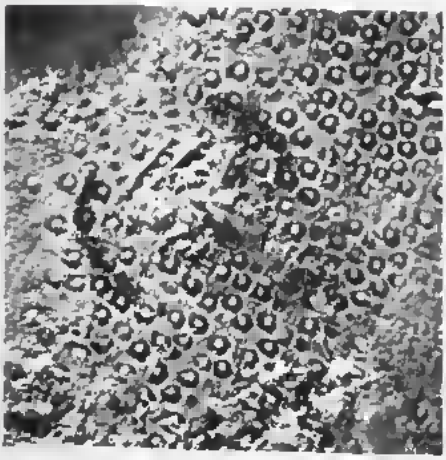
1

3

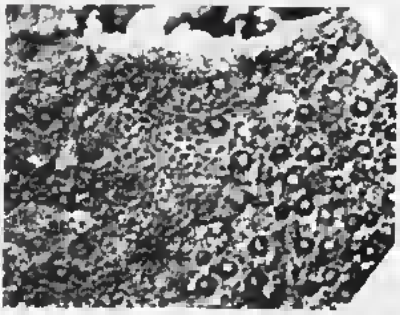
2

4

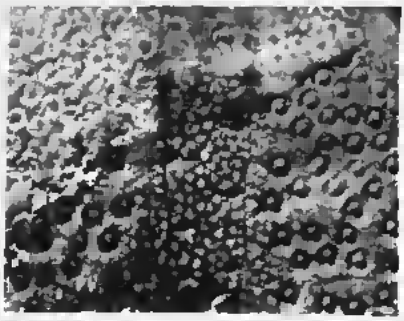
5



6

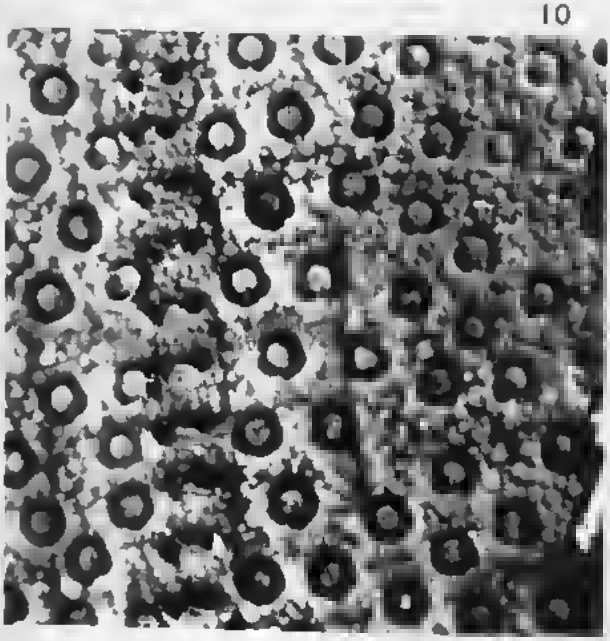


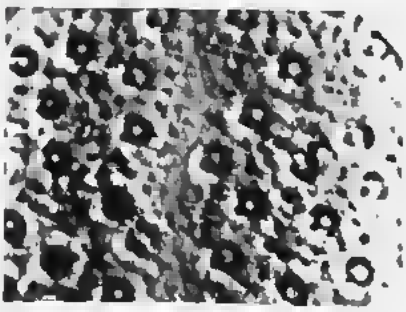
7



8

10





9

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES ECHINOLAMPAS

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE X

Fig. 1. — *E. anceps* Lambert, Lutétien, Lambaye (Sénégal) (coll. Gorodiski). — Face orale, interambulacre postérieur ; détail de la vestiture (× 10).

Fig. 2. — *E. leymeriei*, exemplaire de la pl. IV, fig. 2. — Face apicale, interambulacre 1b ; détail de la vestiture (×10).

Fig. 3. — *E. rangi*, exemplaire de la pl. IV, fig. 1. — Ambulacre II, partie proximale du phyllode, montrant des sphérides (×10).

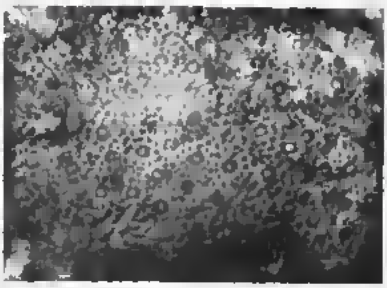
Fig. 4. — *E.* (*Hypsoclypus*) *semiglobus* (Lmk), Helvétien, (?) Landes (coll. Muséum, Paléont.). — Face apicale, interambulacre 3, partie voisine de l'ambitus ; détail de la vestiture (épistroma) (×5).

N. B. — Même remarque qu'à la planche II : les grossissements indiqués sont à multiplier par 0,94.

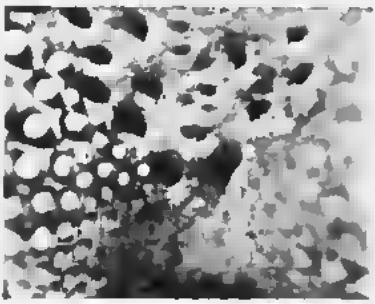
(Clichés D. Serrelle et Service Photo Géologie École Normale Supérieure.)

Source : MNHN, Paris

1

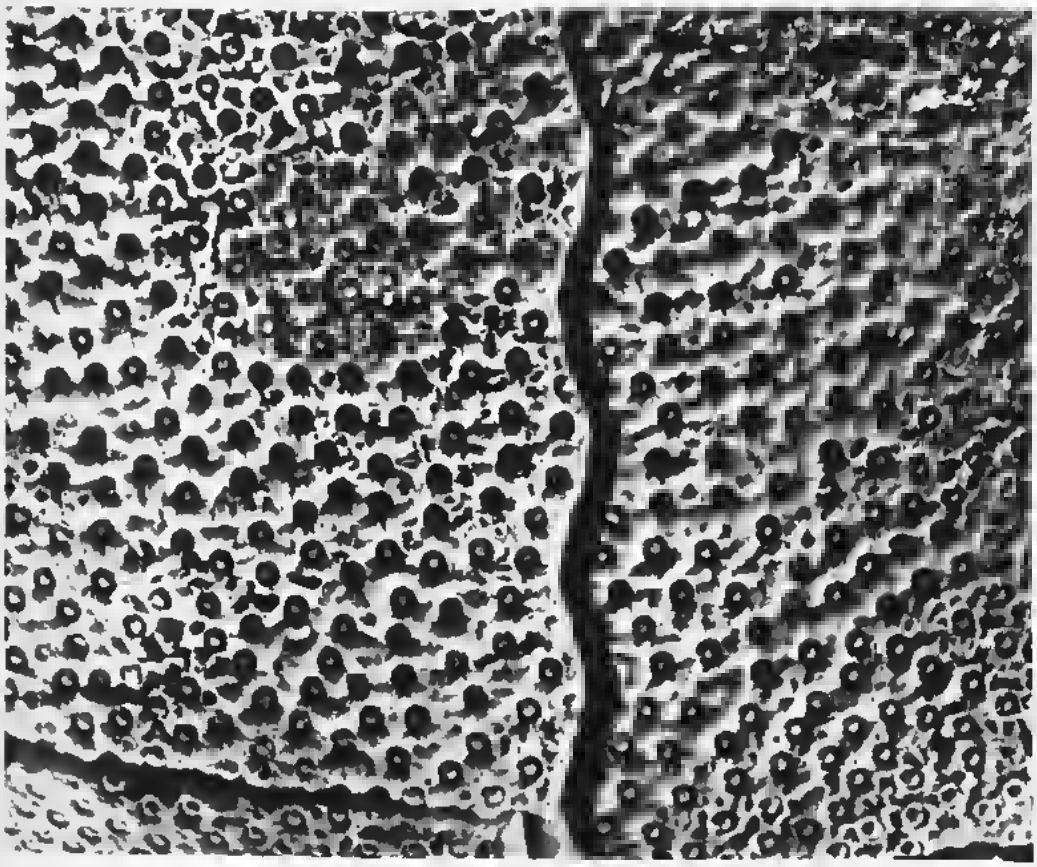


2



3

4



MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES ECHINOLAMPAS

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XI

Fig. 1. — *E.* (*Conolampas*) *oranensis* (Pomel), (?) Tortonien, sud d'Igsasa (Maroc septentrional) (coll. Service géologique du Maroc). — Face apicale (× 1).

Fig. 2. — *E.* (*Conolampas*) *oranensis*, même exemplaire. — Face orale (× 1).

Fig. 3. — *E.* (*Conolampas*) *oranensis*, même exemplaire. — Profil gauche (× 1).

Fig. 4. — *Prololampas arnaudi* (Cotteau), Danien, Rivière (Landes) (coll. Arnaud). Holotype. — Face apicale (× 1,5).

Fig. 5. — *P. arnaudi*, même exemplaire. — Face orale (× 1,5).

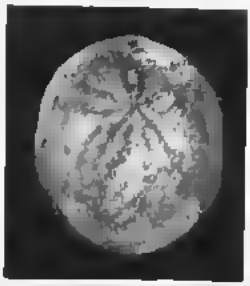
Fig. 6. — *P. arnaudi*, même exemplaire. — Profil gauche (× 1).

N. B. — Même remarque qu'à la planche II : les grossissements indiqués sont à multiplier par 0,94.

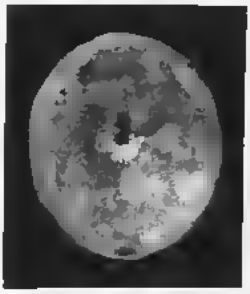
(Clichés Service Photo Géologie École Normale Supérieure.)

Source : MNHN, Paris

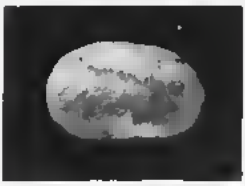
1



4



5



6

2

3

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES ECHINOLAMPAS

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NAT. P

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XII

FIG. 1. — *E. burdigalensis falloti* Cotteau, Lutétien, Blaye (carrrière de la Douane) (Gironde) (coll. Musée d'Histoire naturelle de Bordeaux). Holotype. — Face apicale (×1).

FIG. 2. — *E. burdigalensis falloti*, même exemplaire. — Face orale (×1).

FIG. 3. — *E. hanguensis* Davies, Paléocène (Lower Ranikot), Kohat Potwar Basin (Pakistan nord) (coll. Bristish Museum, Natural History, nº E. 32.393). Holotype. — Face apicale (×4) (photographie communiquée par M.R.P.S. JEFFERIES).

FIG. 4. — *E. anceps* Lambert, Lutétien, M'Bathié (Sénégal) (coll. Gorodiski). — Face apicale (×2).

FIG. 5. — *E. cf. anceps* Lambert, Lutétien, Bariker (Sénégal) (coll. Gorodiski). — Face apicale (×2).

FIG. 6. — *E. cf. anceps*, même exemplaire. — Profil droit (×2).

FIG. 7. — *Echinolampas sp.*, Lutétien, Bassin de Paris (coll. Muséum, Paléont.). — Moule interne, vu par la face orale, montrant les limites des plaques (×1,5).

N. B. — Même remarque qu'à la planche II ; les grossissements indiqués sont à multiplier par 0,94.

(Clichés J. Roman, N... et Service Photo Géologie École Normale Supérieure.)

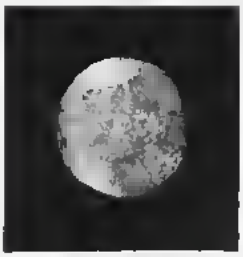
Source : MNHN, Paris

1

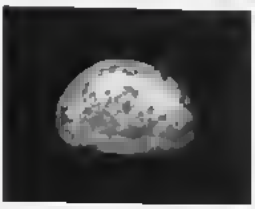
2

3

4



5



6

7

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DES ECHINOLAMPAS

MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris